THESIS

UPPSALA

1925

EMBRYOLOGISCHE STUDIEN

I u. II

I. ZUR EMBRYOLOGIE EINIGER COLUMNIFEREN
II. DIE EMBRYOLOGIE DER AMARYLLIDEEN

AKADEMISCHE ABHANDLUNG

WELCHE ZUR

ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE

MIT ERLAUBNIS DER

MATHEMATISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN SEKTION

DER

PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT ZU UPPSALA

MITTWOCH DEN 27. MAI 1925 UM 10 UHR VORMITTAGS IM BOTANISCHEN HÖRSAAL
ÖFFENTLICH VERTEIDIGT WIRD

VON

A. HELGE S:SON STENAR
FIL. LIC. ÖSTG.

LANE MEDICAL LIBRARY
STANFORD UNIVERSITY
MEDICAL CENTER
STANFORD, CALIF. 94305

UPPSALA 1925
APPELBERGS BOKTRYCKERI AKTIEBOLAG

3788
U685

UNCLASSED

EMBRYOLOGISCHE STUDIEN

I u. II

I. ZUR EMBRYOLOGIE EINIGER COLUMNIFEREN
II. DIE EMBRYOLOGIE DER AMARYLLIDEEN

AKADEMISCHE ABHANDLUNG

WELCHE ZUR

ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE

MIT ERLAUBNIS DER

MATHEMATISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN SEKTION

DER

PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT ZU UPPSALA

MITTWOCH DEN 27. MAI 1925 UM 10 UHR VORMITTAGS IM BOTANISCHEN HÖRSAAL
ÖFFENTLICH VERTEIDIGT WIRD

VON

A. HELGE S:SON STENAR

FIL. LIC. ÖSTG.

Mit 1 Tafel und 274 Figuren im Texte

UPPSALA 1925
APPELBERGS BOKTRYCKERI AKTIEBOLAG

Digitized by the Internet Archive
in 2025

https://archive.org/details/embryologischest0000unse

Als ich im Frühjahr 1921 eine embryologische Untersuchung begann, gedachte ich in erster Linie *Columniferae* zu bearbeiten. In der Literatur finden sich einige Angaben über die Embryologie bei *Malvaceae* und *Sterculiaceae*, während *Tiliaceae* eine in embryologischer Hinsicht praktisch genommen unbekannte Familie ist. Über *Bombacaceae* und *Eleocarpaceae* sind nur sehr kurze oder gar keine Angaben vorhanden. Hauptsächlich bot sich mir Gelegenheit zu eingehenderer Untersuchung der Familien *Malvaceae* und *Tiliaceae*. Die Ergebnisse meiner Studien über diese beiden *Columniferen*-Familien werden im ersten Teil dieser Arbeit dargelegt. Indes habe ich mich auch etwas mit der Embryologie der *Bombacaceen*, *Sterculiaceen* und *Eleocarpaceen* beschäftigt und hoffe, später über diese Familien berichten zu können.

Nach etwa zweijähriger Arbeit ergab sich, dass die embryologischen Verhältnisse innerhalb *Columniferae* recht gleichartig sind. Ich suchte nun nach einer Familie, die in dieser Beziehung grössere Abwechslung böte, und fand eine solche in *Amaryllidaceae*. Im zweiten Teil dieser Abhandlung lege ich die Resultate meiner Untersuchungen über die Embryologie innerhalb dieser Familie dar, wobei ich auch die Embryologie der naheverwandten *Velloziaceen* behandle. Es braucht nicht bemerkt zu werden, dass die beiden Teile dieser Abhandlung nicht in Zusammenhang miteinander stehen.

Über die Resultate meiner embryologischen Untersuchungen habe ich teilweise kurze vorläufige Mitteilungen gemacht (Helge Svensson 1923 a, b u. 1924; Helge S:son Stenar 1924; Helge Stenar 1924).

Als Fixierungsflüssigkeiten wurden verwendet: die beiden Juelschen Mischungen Zinkchlorid — Eisessig — Alkohol (2 g $ZnCl_2$, 2 cm^3 Eisessig, 100 cm^3 50 % Alkohol) und $PtCl_4$ — CrO_3 — Eisessig (2,5 g 10 % $PtCl_4$-Lösung, 25 cm^3 2 % CrO_3-Lösung, 1 cm^3 Eisessig, 75 cm^3 destilliertes Wasser) und Carnoys Mischung (Absoluter Alkohol und Eisessig im Verhältnis 3 : 1 bis 4 : 1).

Die Dicke der Schnitte betrug im allgemeinen 10 μ.

Zur Färbung der Präparate wurde stets Heidenhains Eisenhämatoxylin benutzt. Die Hämatoxylinfärbung wurde fast immer durch Lichtgrünfärbung ergänzt.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, meinem hochverehrten Lehrer, dem Präfekten des hiesigen botanischen Laboratoriums, Herrn Prof. Dr. O. Juel, für alle Hilfe, alles Wohlwollen und alles Interesse zu danken. Der Präfekt des botanischen Laboratoriums in Lund, Herr Prof. Dr. H. Kylin, zeigte mir bei einem Besuche seines Institutes im Sommer 1923 grosses Entgegenkommen. Im gleichen Sommer besuchte ich zwecks Beschaffung von Material auch den botanischen Garten in Kopenhagen, wo mir die Herren Amanuens J. Pedersen und Mag. sc. J. Grøntved in vielerlei Weise behilflich waren, wofür ich ihnen meinen herzlichen Dank ausspreche. Bei Ausführung meiner Arbeit hat mir mein lieber Bruder Fil. lic. Harry Svensson mit Rat und Tat zur Seite gestanden.

Für wertvolle Hilfe bei Beschaffung von Material bin ich den Herren Dozenten Dr. O. Dahlgren und E. Asplund, Lektor Dr. H. Stolt, Fil. lic. Harry Svensson, Fil. mag. T. Rocén und Mag. sc. C. A. Jørgensen zu grösstem Dank verpflichtet.

Herrn Dr. K. Flex, der die Freundlichkeit hatte, meine Arbeit zu übersetzen, und den Fräulein Dagmar und Maja Siernfors, die mich beim Korrekturlesen unterstützt haben, sage ich meinen herzlichsten Dank.

Uppsala, Botanisches Laboratorium, April 1925.

I.

ZUR EMBRYOLOGIE EINIGER COLUMNIFEREN

Malvaceae.

Das Material stammt teils von wild wachsenden Exemplaren, teils aus den botanischen Gärten in Lund, Kopenhagen und vor allem Uppsala. Einige wenige Fixierungen sind an Material aus dem Linnéschen Garten in Uppsala gemacht. Das Material von *Malva neglecta* Wallr. (Nomenklatur nach Lindman 1918) wurde in Västervik und Oskarshamn in Småland, das von *Malva silvestris* L. in Västervik, von *Malva pusilla* With. (Nomenklatur nach Lindman 1918) und von *Lavatera thuringiaca* L. im Kirchsprengel Dalby in Uppland gesammelt. *Nototriche flabellata* Webb. Hill. wurde von Herrn Dozenten E. Asplund i. J. 1921 während seiner südamerikanischen Reise in Bolivia in der Nähe von La Paz auf 4500 m Höhe fixiert. Das Material der übrigen *Malvaceen*, die mehr oder minder eingehend untersucht wurden, stammt aus den oben genannten botanischen Gärten. Es umfasst folgende Gattungen und Arten:

Malope trifida Cav.
Kitaibelia vitifolia Willd.
Abutilon Avicennae Gaertn.
» *populifolium* Sweet.
Modiola caroliniana G. Don.
Lavatera trimestris L.
» *arborea* L.
Althaea sulphurea Boiss. et Hohen.
» *officinalis* L.
Malva alcea L.
» *moschata* L.
» *mauritiana* L.
» *crispa* L.
» *oxyloba* Boiss.
» *parviflora* L.
» *palmata* Hedl.
» *heterophylla* Hedl.
Malva verticillata L.
» *limensis* L.
» *waltherifolia* Link.
Sidalcea neo-mexicana A. Gray.
» *candida* A. Gray.
Sida napaea Cav.
Malvastrum peruvianum A. Gray.
» *campanulatum* Nicols.
» *capense* A. Gray et Harv.
Modiolastrum malvifolium (Griseb.) K. Schum.
Plagianthus pulchellus A. Gray.
Anoda cristata Schlecht.
» *Whrightii* A. Gray.
Pavonia spinifex Cav.
» *sepium* A. St. Hil.

Hibiscus Rosa-sinensis L. *Abelmoschus sp.*
» *trionum* L. *Gossypium herbaceum* L.

Von diesen sind *Abutilon populifolium*, *Malva limensis*, *M. waltherifolia* und *Anoda Wrightii* in Kopenhagen gesammelt; *Kitaibelia vitifolia*, *Malvastrum campanulatum* und *Modiolastrum malvifolium* wurden in Lund fixiert. Die übrigen stammen aus dem botanischen Garten und dem Linnéschen Garten in Uppsala. Aus dem letzteren wurde jedoch nur Material von *Malva verticillata* und *Hibiscus trionum* geholt. Für Ausführung der Bestimmungsarbeit bin ich folgenden Herren zu Dank verpflichtet: Amanuens J. Pedersen, Kopenhagen (*Malva limensis*, *Anoda Whrightii*), Obergärtner in Lund N. Hagman (*Modiolastrum malvifolium*), Amanuens E. Marklund und Amanuens J. A. Nannfeldt, Uppsala (*Sidalcea neo-mexicana*, *Malvastrum capense*, *Plagianthus pulchellus*, *Pavonia sepium* und *Abelmoschus sp.*).

Dank den gütigen Mitteilungen von Herrn Prof. Hedlund kann ich bemerken, dass die im vorigen besprochenen *Malva palmata* und *M. heterophylla* als *Malva*-Mutanten zu betrachten sind. Übrigens dürfte später von ihm eine ausführlichere Schilderung sowohl dieser als anderer *Malva*-Mutanten veröffentlicht werden.

Als Fixierungsflüssigkeiten für *Malvaceen* verwandte ich Carnoys Mischung und die beiden Juelschen Mischungen; bei Fixierung von Staubblättern wurde ausschliesslich die erstgenannte benutzt. Fruchtknoten oder auspräparierte Samenanlagen von Blüten, die voll entwickelt waren oder sich in Postflorationsstadien befanden, liess ich 4—8 Tage in geschmolzenem Paraffin liegen, damit das Paraffin sicher in die grossen Embryosäcke eindringen sollte.

In der nachstehenden Darstellung folge ich der Einteilung der Familie, die Schumann in Engler-Prantl (1895) gibt.

Die Samenanlagen, ihr allgemeiner Bau und die Integumententwicklung.

K. Schumann gibt eine gute Darstellung der Blütenverhältnisse innerhalb der Familie. Nach ihm kann die Anzahl Carpide $1 - \infty$ sein. Ein oder zwei Fruchtblätter zeichnen gewisse *Plagianthus*-Arten aus, drei hat unter anderem *Gossypium*. Am gewöhnlichsten ist indessen dass die Carpidenanzahl sehr gross ist, wie z. B. bei vielen *Malveae*. Dasselbe ist auch bei *Malopeae* der Fall, wo sie jedoch nicht nebeneinander, sondern in Etagen übereinander sitzen.

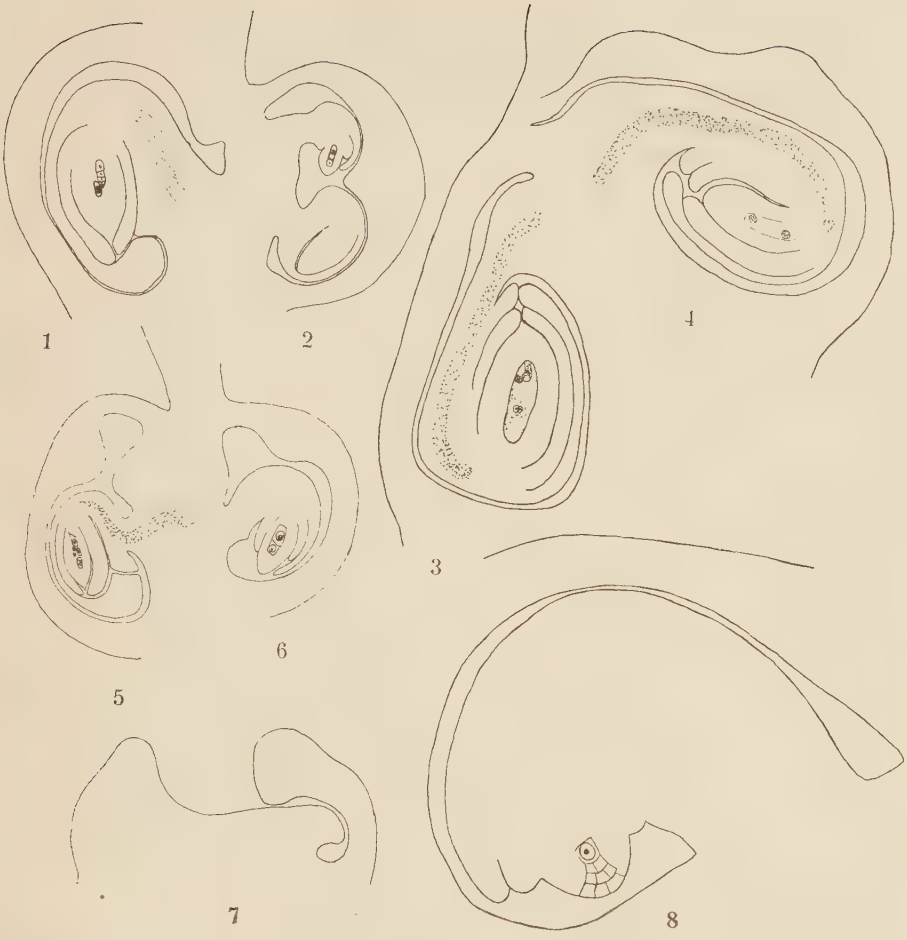


Fig. 1. *Althaea sulphurea*. Samenanlage. In der Samenanlage eine aus der definitiven E. M. Z. (= Embryosackmutterzelle) hervorgegangene Tetrade sowie eine akzessorische E. M. Z. Vergr. 60: 1. Fig. 2. *Modiola caroliniana*. Die Stellung der Samenanlagen. Vergr. 60: 1. Fig. 3. *Plagianthus pulchellus*. Samenanlage. Vergr. 60: 1. Fig. 4. *Anoda cristata*. Samenanlage. Vergr. 60: 1. Fig. 5. *Modiolastrum malvifolium*. In der Samenanlage eine aus der definitiven E. M. Z. hervorgegangene Tetrade sowie eine akzessorische E. M. Z. Vergr. 60: 1. Fig. 6. *Malvastrum capense*. In der Samenanlage eine definitive und eine akzessorische Archesporzelle. Vergr. 60: 1. Fig. 7. *Malvastrum capense*. Längsschnitt durch einen jungen Fruchtknoten. In der Samenanlage tritt die subepidermale Archesporzelle noch nicht hervor. Vergr. 60: 1. Fig. 8. *Althaea sulphurea*. Die Integumententwicklung. In der Samenanlage tritt nur eine (definitive) Archesporzelle hervor, oberhalb deren sich zwei Schichten Deckzellen befinden. Vergr. 270: 1. In Fig. 1, 3, 4 und 5 ist das Gefässbündel im Funiculus punktiert.

Die Samenanlagen und ihre Stellung beschreibt SCHUMANN in folgender vortrefflicher Weise: »Die Samenanlagen der *Malvaceen* sind nach zwei durch Übergänge verbundenen Typen geformt. Entweder

sind sie, und dies ist am häufigsten, an dem Innenwinkel des Carpids befestigt und steigen von der Mitte desselben auf, oder sie hängen von dem oberen Teile des Winkels herab, wobei die Rhaphe nach aussen gekehrt ist. Die horizontale Aufhängung hält die Mitte zwischen beiden. Bei *Abutilon* und anderen Gattungen kann man in demselben Fache beide Arten beobachten. Sie sind stets umgewendet und mit 2 Integumenten versehen.» Sie sind anatrop und apotrop. Ein Teil der Samenanlagen bei *Malope trifida*, *Abutilon Avicennae* und den untersuchten *Hibiscus*-Arten ist pleurotrop.

Fig. 1 zeigt die in der Familie am gewöhnlichsten vorkommende Stellung der Samenanlagen, bei welcher dieselben anatrop, apotrop sind und die Mikropyle nach unten gerichtet ist. Diese Stellung der Samenanlagen kennzeichnet *Malveae-Malvinae* und *Ureneae*, ist der Grundtyp bei *Malopeae* und *Hibisceae* und kann bei *Malveae-Abutilinae* vorkommen (Fig. 2).

Fig 3 zeigt die zweite bei den *Malvaceen* vorkommende Stellung der Samenanlagen, wenn diese anatrop, apotrop sind und die Mikropyle mehr oder minder nach oben gerichtet ist. Diese Samenanlagenstellung kennzeichnet *Malveae-Sidinae* und kann bei *Malveae-Abutilinae* vorkommen.

Die zwei Haupttypen, die sich beide in demselben Fruchtknotenfach finden können, z. B. bei *Abutilon Avicennae*, weisen Übergangstypen auf, bei denen die apotrope, anatrope Samenanlage eine mehr oder weniger horizontale Aufhängung bekommt und die Mikropyle mehr oder minder nach innen gerichtet ist. Fig. 4 zeigt einen solchen Fall, und eine solche Samenanlagenstellung kennzeichnet die beiden untersuchten *Anoda*-Arten (*A. cristata* und *A. Wrightii*).

In jedem Fruchtknotenfach befindet sich nach Schumann bei *Malveae-Malvinae*, *Malveae-Sidinae* und *Ureneae* eine einzige Samenanlage. Die Gattungen von *Malveae-Abutilinae* haben gewöhnlich mehr als eine Samenanlage in jedem Fruchtknotenfach: *Abutilon* 3—9, *Wissadula* oft 2, *Sphaeralcea* 2—3, *Modiola* 2—3, *Howittia* und *Kydia* 2. Bei *Modiola caroliniana* fand ich immer zwei Samenanlagen in jedem Fach übereinander sitzend (Fig. 2). In diesem Zusammenhang verdient bemerkt zu werden, dass Duchartre (1845) ein paar Figuren über *Malva miniata* mitteilt (Duchartre 1845 Pl. 7 Fig. 42 und 43), wo zwei Samenanlagen übereinander sitzen, aber *Malva miniata* und *Sphaeralcea miniata* sind synonyme Namen (s. Index Kewensis). Bei *Hibisceae* finden sich $1-\infty$ Samenanlagen in jedem Fruchtknotenfach.

Bei den *Malvaceen* nehmen die Samenanlagen mit zunehmendem Alter mehr und mehr kampylotrope Form an. Guignard (1904 S. 303) sagt über die Samenanlage bei *Hibiscus trionum*: »Comme chez les autres *Malvacées*, l'ovule de cette espèce se rapproche de la forme campylotrope»; und in seiner Arbeit über die Samenschale bei den *Malvaceen* gebraucht derselbe Forscher (Guignard 1893) die Bezeichnung »l'ovule campylotrope».

Eine mehr oder minder horizontale Querlamelle teilt bei gewissen *Malvaceen* das Fruchtblatt in zwei superponierte Fächer. Die Scheidewand entsteht als eine kleine Ausbuchtung an der dorsalen Seite des Fruchtblattes und wächst, ohne mit den Seitenwänden zu verschmelzen, ein mehr oder weniger langes Stück in das Fruchtknotenfach hinein, erreicht aber nicht die Plazenta. Fig. 2 zeigt ihre Ausbildung bei *Modiola caroliniana*. Von ihrer Unterseite gehen bei dieser *Malvacee* und bei *Modiolastrum malvifolium* mehrzellige Haare aus, die jedoch erst deutlich in Stadien hervortreten, in denen die Samenanlagen im Fruchtknoten fertige Embryosäcke enthalten. Nach Schumann (in Engler-Prantl 1895) hat auch die Gattung *Calirrhoë* eine horizontale Querlamelle, die er auch stets bei *Althaea ficifolia* Cav. und *A. officinalis* L. nachweisen konnte. Ich kann seine Angabe bezüglich *Althaea officinalis* bestätigen und *Althaea sulphurea*, *Modiolastrum malvifolium* (Fig. 5) sowie *Malvastrum capense* (Fig. 6) hinzufügen. Besonders bei *Modiolastrum malvifolium* tritt diese Lamelle überaus schön hervor. Nach Schumann (in Engler-Prantl 1895) ist auch die Gattung *Wissadula* dadurch ausgezeichnet, dass sich das Fruchtblatt in zwei sekundäre Fächer teilt, aber die Entstehung ist hier eine andere. »Bei der Gattung *Wissadula* haben dafür die Seitenwände tiefe Furchungen; die einspringenden Ränder derselben berühren sich in der Mediane des Carpids und teilen dasselbe ebenfalls in zwei secundäre Fächer.»

Eine Schilderung der Fruchtknotenentwicklung und der aller frühesten Samenanlagenentwicklung lag nicht im Plane dieser Untersuchung. Gute Darstellungen hierüber liegen bereits in der Literatur vor, und ich kann mich darauf beschränken, in dieser Hinsicht auf Payers (1857) und Duchartres (1845) Arbeiten zu verweisen.

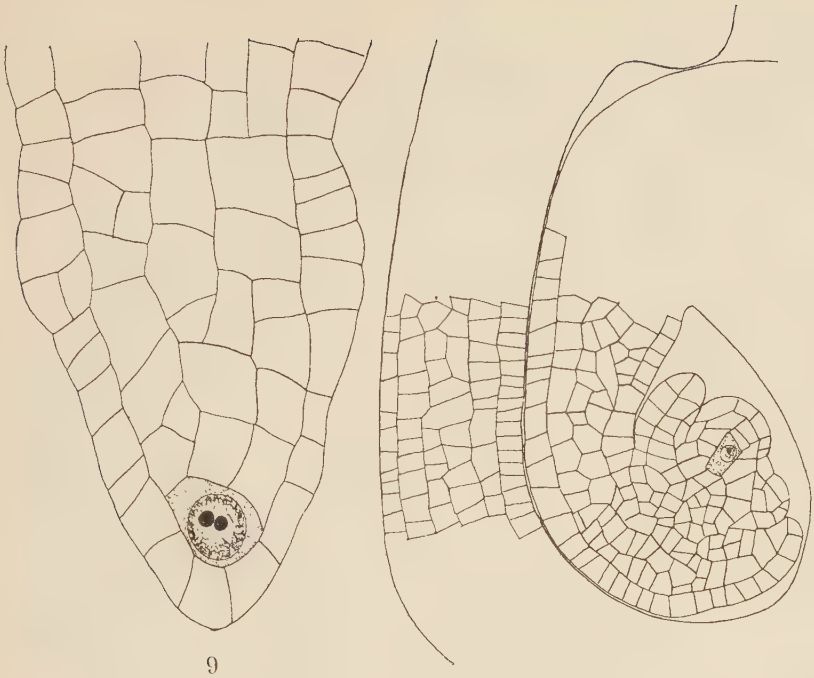
Die Samenanlagen, die als kleine Höcker an den Plazenten angelegt werden, wachsen bei *Malvaceen*, die Samenanlagen mit abwärts gerichteter Mikropyle bekommen, erst schwach aufwärts und auswärts. Fig. 7 zeigt eine junge Samenanlage von *Malvastrum capense*, ehe noch die subepidermale Archesporzelle hervortritt. Die

Samenanlage stösst nun an die Fruchtknotenwand, biegt sich und wächst in einem Bogen abwärts (Fig. 8). Diese Umbiegung erfolgt ziemlich rasch und hat gewöhnlich stattgefunden, wenn die subepidermale Archesporzelle zuerst hervorzutreten beginnt (Fig. 9). Bei *Malvaceen*, die Samenanlagen mit aufwärts gerichteter Mikropyle und dorsaler Raphe erhalten, wächst der Höcker der Samenanlage zuerst schräg abwärts. Sehr früh findet eine kräftige Umbiegung statt (Fig. 10), die damit endet, dass in der fertigen Samenanlage die Mikropyle aufwärts, z. B. bei *Plagianthus pulchellus* (Fig. 3), oder schräg aufwärts — einwärts, z. B. bei *Anoda cristata* (Fig. 4) gerichtet ist.

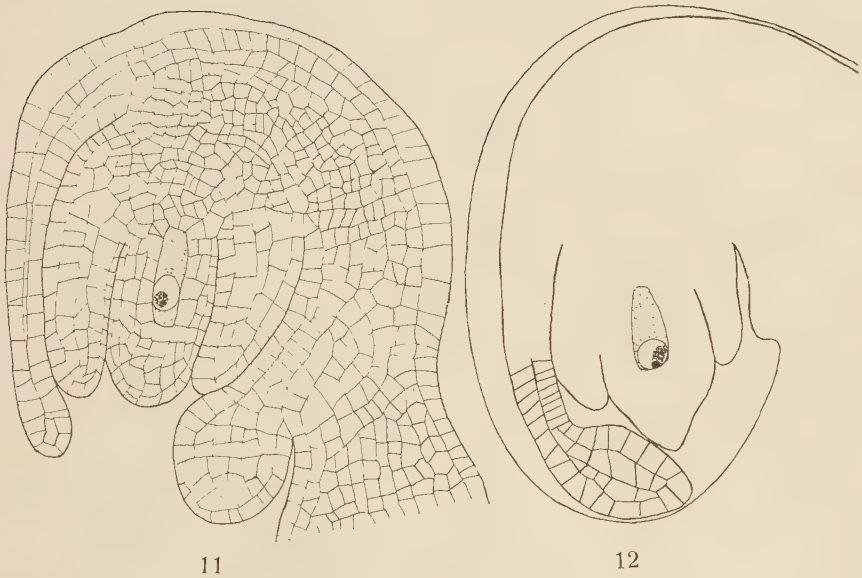
Von den Integumenten, die zuerst als kleine Erhöhungen der Samenanlage hervortreten, wird das innere etwas früher angelegt als das äussere. Das letztere ist auf der Funikularseite der vollentwickelten Samenanlage bei den meisten von mir untersuchten *Malvaceen* in Form einer ziemlich unansehnlichen, vorspringenden Kante ausgebildet (Fig. 49). Bei *Hibiscus* (Fig. 11) erreicht es indes eine kräftigere Entwicklung. Auf der dem Funiculus abgekehrten Seite der Samenanlage wächst das äussere Integument an dem inneren vorbei (Fig. 12), über die Nuzellusspitze und an ihr vorbei. Das innere Integument ist bei allen *Malvaceen* sowohl auf der der Raphe zugekehrten als abgekehrten Seite der Samenanlage in ungefähr derselben Weise ausgebildet und wird oberhalb der Nuzellusspitze geschlossen. Die Folge ist, dass die Mikropyle bei vielen *Malvaceen* keinen geraden und zusammenhängenden Verlauf erhält, was deutlich aus Fig. 51 hervorgeht. Wie diese Figur zeigt, dringt der Pollenschlauch bei diesen *Malvaceen* zuerst durch den Mikropyleabschnitt, der von dem äusseren Integument gebildet wird, und verläuft dann ein Stück zwischen dem äusseren und inneren Integument, bis er den Mikropyleabschnitt erreicht, der von dem inneren Integument gebildet wird. Eine solche Ausbildung der Integumente und einen derartigen Pollenschlauchverlauf beobachtete ich bei *Malva neglecta*, *M. pusilla*, *M. crispa*, *M. oxyloba*, *M. parviflora*, *M. palmata*, *M. heterophylla*, *M. limensis*, *Sidalcea neo-mexicana*, *Lavatera thuringiaca*, *L. trimestris*, *Althaea sulphurea*, *Nototriche flabellata*, *Modiolastrum malvifolium*, *Modiola caroliniana* und *Pavonia sepium*.

Bei anderen *Malvaceen* wiederum, z. B. *Hibiscus trionum* und *Abelmoschus sp.* sowie *Anoda cristata* liegen die Mikropyleabschnitte des äusseren und inneren Integumentes ungefähr in einer zusammenhängenden geraden Linie.

Einige Beobachtungen über die Integumententwicklung bei *Malva*



9 10



11 12

Fig. 9. *Malva alcea.* Die subepidermale Archesporzelle. Vergr. 600: 1. Fig. 10. *Plagianthus pulchellus.* Oberhalb der Archesporzelle befinden sich zwei Deckzellen. Vergr. 270: 1. Fig. 11. *Hibiscus trionum.* Die Ausbildung der Integumente, wenn sich fünf Deckzellen oberhalb der Archesporzelle befinden. Vergr. 200: 1. Fig. 12. *Althaea sulphurea.* Ungefähr vier Deckzellen oberhalb der definitiven E. M. Z. Vergr. 270: 1.

neglecta (= *M. rotundifolia* L.) teilt Woycicki (1922) mit, und ich kann bezüglich dieser *Malvacee* auf seine Arbeit und seine Mikrophotographien verweisen. Bei *Lavatera trimestris* hat auf der der Raphe abgekehrten Seite der Samenanlage das äussere Integument dieselbe Höhe erreicht wie das innere, wenn die definitive Archesporzelle (s. u.) von zwei Deckzellen bedeckt ist. Eine Abbildung der Entwicklung der Integumente im letztgenannten Fall würde die völlige Übereinstimmung mit Fig. 8 von *Althaea sulphurea* zeigen. Bei beiden ist zu diesem Zeitpunkt das äussere Integument auf der Funikularseite noch nicht angelegt. Fig. 12 zeigt die Ausbildung der Integumente bei *Althaea sulphurea*, wenn die definitive Archesporzelle von vier Deckzellen bedeckt ist. Das äussere Integument auf der der Raphe abgekehrten Seite der Samenanlage hat die Nuzellusspitze erreicht, und auf der Funikularseite hat es begonnen hervorzutreten. Das innere Integument befindet sich dagegen in gleicher Höhe mit der Archesporzelle. Wenn in der Samenanlage von *Althaea sulphurea* eine Tetrade und eine oberhalb dieser liegende akzessorische Archesporzelle (s. u.) angetroffen werden, ist die Mikropyle geschlossen (Fig. 1). Fig. 6 zeigt, welche Ausbildung die Integumente bei *Malvastrum capense* erreicht haben, wenn sich ca. sechs Deckzellen oberhalb der definitiven Archesporzelle befinden. Bei *Modiolastrum malvifolium* ist, wie Fig. 5 zeigt, die Mikropyle geschlossen, wenn in der Samenanlage ein einkerniger Embryosack und oberhalb desselben akzessorische Archesporzellen angetroffen werden. Bei *Hibiscus trionum* ist das äussere Integument noch nicht in gleiche Höhe mit dem inneren gekommen, wenn die Archesporzelle in der Samenanlage von drei Deckzellen bedeckt ist. Fig. 11 zeigt die Entwicklung der Integumente bei dieser *Malvacee*, wenn sich ca. fünf Deckzellen oberhalb der Archesporzelle befinden. Wenn noch einige weitere Deckzellen gebildet worden sind, ist bei *Hibiscus trionum* die Mikropyle geschlossen.

Das äussere Integument fand ich auf der der Raphe abgekehrten Seite der Samenanlage aus zwei Zellschichten aufgebaut bei: *Malope trifida*, *Modiola caroliniana*, *Lavatera thuringiaca*, *L. trimestris*, sämtlichen untersuchten *Malva*-Arten, *Sidalcea neo-mexicana*, *Malvastrum peruvianum*, *Nototriche flabellata*, *Modiolastrum malvifolium*, *Plagianthus pulchellus*, *Anoda cristata*, *Pavonia sepium*, *Hibiscus trionum* und *Abelmoschus sp.* Dies gilt indes nicht für den mikropylaren Teil, denn dieser entwickelt sich bei allen *Malvaceen* kräftig und besteht aus vielen Zellschichten; besonders kräftig ist er bei den

beiden untersuchten *Sidalcea*-Arten und — wenn auch in etwas geringerem Grade — allgemein bei allen *Malvaceen* ausgebildet, die keine gerade und zusammenhängende Mikropyle haben. Aus den zahlreichen Arbeiten, welche die Samenschale der *Malvaceen* behandeln (Brandza 1891, Rolfs 1892, Guignard 1893 u. a.), geht hervor, dass es am gewöhnlichsten ist, dass das äussere Integument aus zwei Zellschichten besteht. Wenn wir nicht, wie die französischen Botaniker, die Familien *Malvaceae, Bombacaceae, Sterculiaceae* und *Tiliaceae* vereinigen, sondern den *Malvaceen* denselben Umfang geben wie in Engler-Prantl (1895), finden wir Angaben darüber, dass das äussere Integument bei ihnen aus mehr als zwei Zellschichten besteht, nur bei *Gossypium* und *Thespesia* (Brandza 1891 S. 115, Guignard 1893 S. 150).

Das innere Integument besteht in Samenanlagen, die einen befruchtungsreifen Embryosack enthalten, stets aus einer recht grossen Anzahl Zellschichten. Bei *Modiolastrum malvifolium* ist es dann auf der der Raphe abgekehrten Seite der Samenanlage ungefähr drei, bei *Malope trifida*, *Modiola caroliniana*, *Plagianthus pulchellus* und *Hibiscus trionum* ca. vier, bei *Lavatera thuringiaca*, *L. trimestris*, *Malvastrum peruvianum*, *Nototriche flabellata*, *Anoda cristata* und *Pavonia sepium* ca. fünf und bei *Abelmoschus sp.* ca. sechs bis neun Zellschichten dick.

Guignard (1904) hat auf die interessante Ausbildung aufmerksam gemacht, welche der Nuzellus und das Integument oft bei *Hibiscus trionum* erhalten. Ausser Samenanlagen von gewöhnlicher Beschaffenheit, bei denen das äussere und innere Integument die Nuzellusspitze erreichen und bedecken, fand er bei dieser Pflanze oft Samenanlagen, deren Nuzellus und Integumente in anderer Weise ausgebildet waren: »tantôt les bords épaissis du tégument interne cachent le nucelle, mais ne sont pas recouverts par le tégument externe; tantôt le sommet du nucelle s'avance jusqu'à l'extérieur entre les bords du tégument interne, mais sans les dépasser; tantôt enfin le nucelle encore plus allongé au sommet forme une saillie renflée en dehors de ce tégument.» Samenanlagen, deren Nuzellus und Integumente diese drei verschiedenen Ausbildungsarten aufwiesen, sowie solche von gewöhnlicher Beschaffenheit fand er in demselben Fruchtknotenfach. Die Nuzellusspitze ist nach Guignard (1904) bei *Hibiscus trionum* fast immer nach einer Seite gebogen, so dass ein longitudinaler Schnitt die Samenanlage fast nie in zwei symmetrische Hälften teilt. Er fand diese Variationen im Bau der Samenanlage bei *Hibiscus trionum* so oft, dass sie nicht als Anomalien betrachtet

werden können. Ich kann die Richtigkeit von Guignards Beobachtungen bei *Hibiscus trionum* bestätigen. Eine schwache Biegung des spitzen Nuzellusgipfels ist eine bei den *Malvaceen* sehr gewöhnliche Erscheinung. Samenanlagen von der Beschaffenheit, wie sie oben für *Hibiscus trionum* geschildert wurde, sind nicht für alle *Hibiscus*-Arten kennzeichnend. Guignard (1904) gibt nämlich an, dass *Hibiscus syriacus* stets Samenanlagen von gewöhnlichem Bau hat.

Samenanlagen, die einen mehr oder minder kräftig ausgestülpten Nuzellus zeigen, fand ich bei *Malva palmata* (Fig. 13 u. Taf. I Fig. 1). Es handelt sich hier indes ganz offensichtlich um Anomalien, denn die überwiegende Anzahl der Samenanlagen ist völlig normal gebaut. Es verdient bemerkt zu werden, dass in den wenigen Fällen, in denen ich abnorm entwickelte Samenanlagen fand, alle Samenanlagen im Fruchtknoten mit mehr oder weniger weit ausgestülpten Nuzelli versehen waren. Die Ausstülpung kann bei *Malva palmata* bedeutend grösser sein als bei *Hibiscus trionum*. In den schwach ausgestülpten Samenanlagen bei *Malva palmata* enthielten die Embryosäcke ziemlich weit entwickelte Embryonen und zahlreiche Endospermkerne. In den Samenanlagen, welche dagegen so kräftig ausgestülpt waren, wie Taf. I Fig. 1 zeigt, fand ich niemals ältere Stadien als fertige, unbefruchtete Embryosäcke, die indes keinerlei Zeichen von Degeneration aufwiesen. Ehe mir Herr Prof. Hedlund die oben (S. 4) erwähnte Angabe über die Entstehung von *Malva palmata* gemacht hatte, nahm ich an, dass die Anomalien im Bau der Samenanlage bei dieser möglicherweise mit der früher vermuteten hybridogenen Natur der Pflanze in Verbindung gebracht werden könnten (Hedlund 1901, 1907). Dass der Nuzellus bei einem Bastard ausgestülpt werden kann, weiss man durch Tischlers (1903) Untersuchung über *Cytisus Adami*, welche Pflanze jedoch, wie bekannt, ein Pfropfbastard ist. In den ausgestülpten Samenanlagen kam bei dieser Pflanze nur in seltenen Fällen ein völlig normaler Embryosack vor, und dann war der Nuzellus nur wenig ausgestülpt; oft war der Embryosack rudimentär entwickelt.

In einer Samenanlage von *Lavatera thuringiaca* fand ich ausnahmsweise den Nuzellus schwach ausgestülpt.

Bei *Hibiscus trionum* beobachtete ich einmal eine andere Anomalie, nämlich die, dass sich zwei Nuzelli innerhalb eines gemeinsamen äusseren Integumentes befanden. Jeder enthielt einen einkernigen Embryosack. Es liesse sich denken, dass eine unechte Polyembryonie entstehen könnte (vgl. Ernst 1918 S. 436).

Das Archespor in den Samenanlagen und die Entwicklung bis zur Tetradenteilung einschliesslich.

Durch Warmings Untersuchungen (1878) ist gezeigt worden, dass Embryosackmutterzellen (und Pollenmutterzellen) aus sog. subepidermalen Archesporzellen entstehen. Wir können der Einfachheit wegen einen Fall besprechen, bei dem in einer Samenanlage nur eine subepidermale Archesporzelle ausdifferenziert war. Im einfachsten Fall wird diese direkt zur Embryosackmutterzelle (z. B. bei den meisten Sympetalen). Bei crassinuzellaten Typen teilt sie sich, und die Teilungszellen können ihre Teilungen, sowohl periklin als antiklin, fortsetzen. Eine der basalen Zellen entwickelt sich gewöhnlich zur Embryosackmutterzelle; die darüberliegenden Zellen pflegen als Deckzellen bezeichnet zu werden. Wenn mehrere aus der subepidermalen Archesporzelle entstehende Zellen Tendenz zu weiterer Entwicklung zeigen und also in Zell- und Kerngrösse von den übrigen Nuzelluszellen abzuweichen beginnen, spricht man von einem »mehrzelligen Archespor». Wenn man näher über den Inhalt dieser Terminologie nachdenkt, muss man sie als unbefriedigend empfinden. Schon die Initialzelle wird als Archesporzelle bezeichnet, und später benennt man eine Gruppe von aus dieser entstehenden Zellen Archesporzellen. Man muss da die Frage aufwerfen: Besteht ein prinzipieller Unterschied zwischen den Zellen in einem solchen »mehrzelligen Archespor» und denen in dem oberhalb liegenden Deckzellengewebe? Es scheint mir, dass auch diese Deckzellen als Archesporzellen betrachtet werden müssen. Meine Auffassung ist also folgende: Durch die Teilungen der subepidermalen Archesporzelle entsteht ein Archesporgewebe, in dem eine oder mehrere Zellen die Tendenz zeigen, sich weiter zu entwickeln. Deckzellen müssen also als Archesporzellen betrachtet werden, und die Folge ist mithin, dass alle crassinuzellaten Samenanlagen ein »mehrzelliges Archespor» haben. In der embryologischen Literatur wird der Terminus »mehrzelliges Archespor» offensichtlich in einem anderen Sinne angewendet, nämlich in dem, dass mehrere Archesporzellen Tendenz zur Embryosackmutterzellenbildung zeigen. Der Unterschied zwischen einer Archesporzelle und einer Embryosackmutterzelle ist dann der, dass die Archesporzelle sich mitotisch ohne Reduktionsteilung, die Embryosackmutterzelle meiotisch teilt. Daraus folgt nicht, dass alle Embryosackmutterzellen die heterotypische Teilung voll durchführen, vielmehr geht die Entwicklung meist nicht weiter als bis zu heteroty-

pischen Prophasestadien, welche genügen, um den Charakter des Kernteilungsstadiums zu identifizieren. Zu dieser Auffassung bin ich durch meine Studien über *Columniferae* gelangt. Statt von »mehrzelligem Archespor» spricht man dann zweckmässiger von mehreren Embryosackmutterzellen.

Die *Malvaceen* sind, soweit ich feststellen konnte, dadurch ausgezeichnet, dass eine einzige Archesporzelle subepidermal angelegt wird (Fig. 9). Diese tritt erst hervor, wenn die Samenanlage eine kräftige Umbiegung erfahren hat, und ist ziemlich schwer von angrenzenden Nuzelluszellen zu unterscheiden, aber ihr Kern und seine Nukleolen sind doch etwas grösser als in diesen. Ich habe dieselbe niemals so deutlich hervortreten sehen, wie Jönsson (1879—80) sie bei *Malva crispa* abbildet. Alle von mir untersuchten *Malvaceen* sind crassinuzellat (Asplund 1920). Die subepidermale Archesporzelle teilt sich. Die Tochterzellen setzen ihre Teilungen sowohl periklin als antiklin fort. In dem hierdurch entstandenen Archesporgewebe zeigt stets die unterste Zelle die Tendenz, sich weiter zu entwickeln, und wird früher oder später zur Embryosackmutterzelle. Sie ist es, die später so gut wie ausnahmslos den Embryosack konstituiert, weshalb sie als die definitive Embryosackmutterzelle oder in jüngerem Stadium als die definitive Archesporzelle bezeichnet werden kann. Die oberhalb liegenden Zellen des Archesporgewebes zeigen bei vielen *Malvaceen* niemals eine Tendenz zur Weiterentwicklung, sondern sind gewöhnliche Deckzellen. Aber bei anderen *Malvaceen* verhalten sich eine oder mehrere der oberhalb der definitiven Archesporzelle oder der Embryosackmutterzelle liegenden Zellen anders. Sie werden gross, und dasselbe gilt von ihren Kernen und Nukleolen. Sie werden später zu Embryosackmutterzellen. Im Gegensatz zu der definitiven bezeichne ich sie als akzessorische Embryosackmutterzellen oder im frühen Stadium, ehe die charakteristischen Prophasestadien erreicht sind, als akzessorische Archesporzellen. Sie sind stets aus den Deckzellen der definitiven Embryosackmutterzelle oder ihren Teilungsprodukten entstanden. Die Anzahl der akzessorischen Embryosackmutterzellen kann auch bei derselben Art wechseln. Am gewöhnlichsten ist, dass nur eine einzige vorhanden ist (Fig. 19, 21, 24, 25, 35, 39), nicht selten aber kommen zwei vor, die dann in der Regel entweder über- (Fig. 27, 31, 34) oder nebeneinander (Fig. 16, 17) liegen. Im letzteren Falle hat vielleicht eine der Deckzellen eine antikline Teilung durchgemacht, und die so entstandenen Tochterzellen sind akzessorische Archesporzellen geworden. Bisweilen

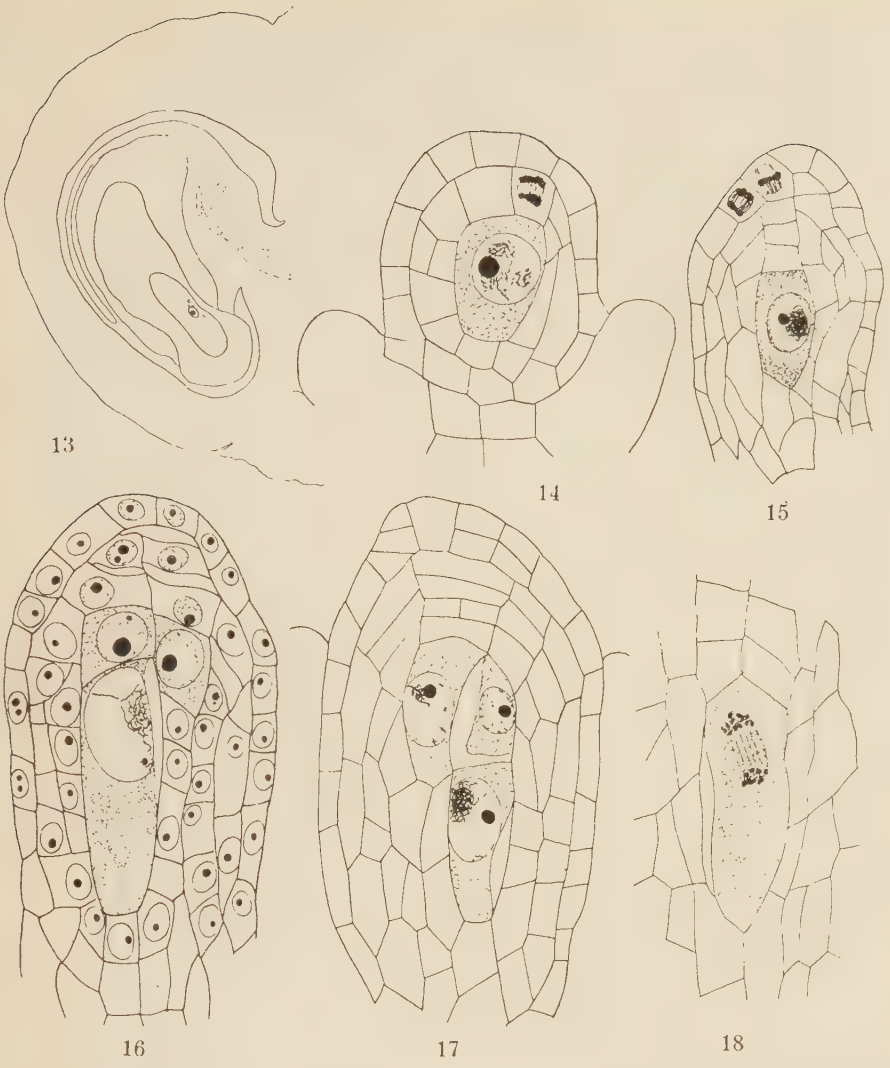


Fig. 13. *Malva palmata.* Samenanlage mit ausgestülptem Nuzellus. Vergr. 60: 1. Fig. 14. *Malva moschata.* Perikline Teilung in einer Deckzelle. Vergr. 600: 1. Fig. 15. *Malva alcea.* Eine perikline und eine antikline Teilung in Zellen der Nuzellusepidermis. Oberhalb der definitiven E. M. Z. tritt noch keine akzessorische Archesporzelle hervor. Vergr. 330: 1. Fig. 16. *Lavatera thuringiaca.* Zwei akzessorische Archesporzellen beginnen hervorzutreten. Vergr. 600: 1. Fig. 17. *Lavatera trimestris.* Oberhalb der definitiven E. M. Z. sind zwei akzessorische in früher Prophase sichtbar. Vergr. 600: 1. Fig. 18. *Malva moschata.* Der Kern der definitiven E. M. Z. in heterotypischer Teilung. Eine akzessorische E. M. Z. ist nicht mit auf den abgebildeten Schnitt gekommen. Vergr. 600: 1.

beträgt die Anzahl der akzessorischen Embryosackmutterzellen drei; es liegen dann im allgemeinen zwei nebeneinander und die dritte

über oder unter einer von ihnen. Wenn zwei oder drei akzessorische Embryosackmutterzellen vorhanden sind, können sie mitunter eine unregelmässige Lage zueinander haben. Fast immer liegt eine akzessorische Embryosackmutterzelle unmittelbar oberhalb der definitiven. In einigen Fällen fand ich bei *Althaea sulphurea* (Fig. 24) und *Malva moschata* Samenanlagen, welche oberhalb der definitiven Embryosackmutterzelle eine einzige akzessorische Embryosackmutterzelle enthielten, die von der definitiven durch steriles Gewebe getrennt war. In diesen Fällen dürfte es sich so verhalten, dass eine schräge Teilung einer Deckzelle erfolgt ist und nur die eine der zwei entstandenen Tochterzellen den Charakter einer akzessorischen Archesporzelle angenommen hat. Zu der Lage, welche die beiden akzessorischen Embryosackmutterzellen in Fig. 26 haben, dürften die veränderten Druckverhältnisse beigetragen haben, die dadurch entstanden sind, dass die definitive Embryosackmutterzelle Tetradenteilung erfahren hat.

Folgende *Malvaceen* sind dadurch ausgezeichnet, dass sie nur eine definitive Embryosackmutterzelle besitzen und keine akzessorischen Archespor- oder Embryosackmutterzellen haben: *Malva mauritiana*, *M. crispa*, *M. neglecta*, *M. pusilla*, *M. oxyloba*, *M. parviflora*, *M. palmata*, *M. heterophylla*, *Hibiscus trionum* und wahrscheinlich *Plagianthus pulchellus*.

In dem folgenden Verzeichnis sind die *Malvaceen* aufgeführt, bei denen ich in der Samenanlage stets (wegen *Malope trifida* und *Anoda cristata* siehe jedoch unten) ausser der definitiven Embryosackmutterzelle eine oder mehrere akzessorische gefunden habe, wobei für jede Art die Anzahl der in einer Samenanlage wahrgenommenen akzessorischen Embryosackmutterzellen angegeben wird:

	Akzessorische Embryosackmutterzellen in einer Samenanlage.		Akzessorische Embryosackmutterzellen in einer Samenanlage.
Malope trifida	1	*Malva silvestris*	1—2
Modiola caroliniana	2—3	» *limensis*	1
Lavatera thuringiaca	1—3	*Sidalcea neo-mexicana*	1
» *trimestris*	1—2	» *candida*.....	1
arborea	1	*Malvastrum peruvianum*...	1—2
Althaea sulphurea	1—3	» *campanulatum*	1
officinalis	1	» *capense*	1
Malva alcea	1—2	*Modiolastrum malvifolium*	2
» *moschata*.....	1—3	*Anoda cristata*	1

Fig. 14 zeigt eine junge Samenanlage von *Malva moschata,* in der oberhalb der definitiven Embryosackmutterzelle zwei nebeneinander liegende Deckzellen vorhanden sind, von denen sich die eine periklin teilt. In Fig. 10 kommen zwei Deckzellen oberhalb der definitiven Archesporzelle bei *Plagianthus pulchellus* vor. Fig. 15 zeigt, dass nicht nur antikline, sondern auch perikline Teilungen in den Epidermiszellen des Nuzellus bei *Malva alcea* stattfinden können.

Die Untersuchungen, welche über die jüngeren Entwicklungsstadien in der Samenanlage der *Malvaceen* vorliegen, sind überaus fragmentarisch und meist so alten Datums, dass man sich nicht wundern kann, wenn das Vorkommen des »mehrzelligen Archespors» in der Familie nicht beobachtet worden ist. Teils beruht dies wohl darauf, dass solche *Malvaceen* untersucht worden sind, die nur eine Embryosackmutterzelle haben, wie z. B. die schon von Jönsson (1879—80) untersuchte *Malva crispa*. Die meisten Untersuchungen wurden auch nicht unter Anwendung der modernen Mikrotomtechnik ausgeführt. Guignard (1882) untersuchte viele Gattungen der Familie — welche, sagt er jedoch nicht — beschreibt aber in keinem Fall ein »mehrzelliges Archespor». Woycicki (1922) hat kürzlich einige Daten über die Entwicklung und Konstitution des Embryosackes bei *Malva neglecta* und *M. silvestris* mitgeteilt, macht aber keine Angaben über das Archespor bei *Malva silvestris*, die zu den Arten gehört, welche viele Embryosackmutterzellen besitzen.

In den meisten Fällen sind die akzessorischen Archesporzellen nicht schwer zu entdecken. In sehr jungen Samenanlagen weichen sie jedoch nicht von sterilen Deckzellen ab. Wenn z. B. bei *Malva moschata* die definitive Embryosackmutterzelle von vier Deckzellen bedeckt ist, lässt sich keine akzessorische Archesporzelle beobachten. Wenn sich dagegen weitere Deckzellen gebildet haben, treten die akzessorischen Archesporzellen hervor und werden bald zu Embryosackmutterzellen. Am schönsten erscheinen sie in dem Zeitpunkt, in dem die definitive Embryosackmutterzelle Reduktionsteilung durchmacht. Um mit absoluter Sicherheit feststellen zu können, ob eine *Malvacee* ein »mehrzelliges Archespor» besitzt oder nicht, darf man sich nicht mit den jüngsten Entwicklungsstadien begnügen, wenn eine grössere oder kleinere Anzahl Deckzellen oberhalb der definitiven Archesporzelle vorhanden sind, sondern man muss sich in jedem Falle Stadien etwa zur Zeit der Reduktionsteilung der definitiven Embryosackmutterzelle verschaffen. Bei der soeben erwähnten *Malva moschata* kann es in einem Teil der Samenanlagen geschehen, dass man keine

akzessorische Archesporzelle wahrnimmt, wenn neun Deckzellen oberhalb der definitiven Embryosackmutterzelle vorkommen, aber in etwas späterem Stadium treten eine oder mehrere akzessorische Archesporzellen in allen Samenanlagen auf. Am allerschönsten und deutlichsten ist das »mehrzellige Archespor» bei den auf Seite 16 aufgezählten *Modiola-, Lavatera-, Althaea-, Malva-, Malvastrum- und Modiolastrum*-Arten. Weniger in die Augen fallend ist es bei den Gattungen *Sidalcea* und *Anoda*, und am allerschwächsten ist es bei *Malope trifida* ausgebildet. Bei *Anoda cristata* und *Malope trifida* ist es möglich, dass die akzessorische Archesporzelle mitunter in der einen und anderen Samenanlage fehlt. So fand ich bei der letztgenannten, dass in Samenanlagen, in denen der Kern der definitiven Embryosackmutterzelle heterotypische Teilung durchmachte, eine akzessorische Archesporzelle vorkommen oder fehlen konnte. Sie ist jedoch stets von kurzer Beständigkeit. So konnte sie z. B. oberhalb der aus der definitiven Embryosackmutterzelle hervorgegangenen Dyade wahrgenommen werden, aber nach der vollendeten Tetradenteilung der definitiven Embryosackmutterzelle war sie nicht mehr zu entdecken, sondern wahrscheinlich verdrängt worden und degeneriert.

Ein konstant vorkommendes »mehrzelliges Archespor» in der Samenanlage ist bei einer ansehnlichen Zahl von Pflanzen bekannt. Palm (1915) hat dem »mehrzelligen Archespor» grosse Aufmerksamkeit gewidmet und gibt ein ziemlich vollständiges Verzeichnis angiospermer und gymnospermer Pflanzen, die durch ein solches ausgezeichnet sind. Auch in den Arbeiten vieler anderer Forscher, z. B. von Warming (1913 S. 7) und Håkansson (1923 S. 88, 89) wird eine grosse Anzahl Beispiele angeführt.

Man hat oft hervorgehoben (z. B. Warming 1913 S. 7, Coulter u. Chamberlain 1915 S. 60), dass das »mehrzellige Archespor» kennzeichnend für ursprüngliche Typen sei. Es ist wahr, dass es bei vielen tiefstehenden Familien gewöhnlich ist, aber es ist auch bei Arten konstant ausgebildet, welche hochstehenden Familien angehören, z. B. *Compositae* (s. z. B. Håkansson 1923 S. 88). Bei den meisten *Umbelliferen* fand Håkansson (1923) eine Embryosackmutterzelle, viele aber hatten »mehrzelliges Archespor». Er glaubt, dass eine Embryosackmutterzelle das Ursprüngliche bei den Umbelliferen ist.

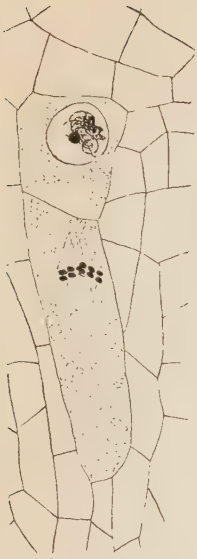
Wie wir im vorigen gesehen haben, kann das Archespor bei *Malvaceae* sogar innerhalb derselben Gattung von verschiedener Beschaffenheit sein. Eine Reihe *Malva*-Arten (*Malva mauritiana, M. crispa, M. neglecta, M. pusilla, M. oxyloba, M. parviflora, M. palmata,*

M. heterophylla) haben nämlich eine einzige Embryosackmutterzelle, während andere (*Malva alcea, M. moschata, M. silvestris, M. limensis)* durch ein »mehrzelliges Archespor» ausgezeichnet sind. In der embryologischen Literatur finden sich bereits mehrere Angaben darüber, dass das Archespor bei zu derselben Gattung gehörenden Arten von verschiedener Beschaffenheit sein kann. Håkansson (1923 S. 88, 89) nennt *Cardamine*, *Sisymbrium* und *Chrysanthemum* als Beispiele dafür, dass die Anzahl der Embryosackmutterzellen innerhalb ein und derselben Gattung variieren kann, und fand selbst, dass *Didiscus coeruleus* zwei Embryosackmutterzellen hat, während *Didiscus pilosus* durch eine einzige ausgezeichnet ist. Nach Täckholm (1915) haben *Godetia »gloriosa»* und *G. Whitneyi* ein »mehrzelliges Archespor», während *Godetia amoena* und noch eine, der Art nach nicht bestimmte *Godetia* eine einzige Archesporzelle besitzen. Palm (1915) fand, dass *Pyrethrum parthenifolium v. aureum* eine einzige Archesporzelle besitzt, *Pyrethrum balsaminatum* und *P. corymbosum* dagegen ein »mehrzelliges Archespor».

Aus der Lage der akzessorischen Embryosackmutterzellen bei den *Malvaceen,* die »mehrzelliges Archespor» haben, ergibt sich deutlich, dass die definitive Embryosackmutterzelle die grösste Aussicht hat, sich weiter zu entwickeln, aber da die meisten *Malvaceen* ziemlich kräftig crassinuzellat sind, kann es nicht wundernehmen, dass in Ausnahmefällen auch eine akzessorische Embryosackmutterzelle wenigstens heterotypische, vereinzelt auch homotypische Teilung erfährt und eine Tetrade bildet. Zwischen der definitiven Embryosackmutterzelle einerseits und den akzessorischen andererseits besteht also ein gewisser Wettstreit, welche von beiden den Embryosack konstituieren wird, denn niemals gelangt bei den *Malvaceen* mehr als ein einziger Embryosack zu voller Entwicklung. In diesem Kampf siegt fast ausnahmslos die definitive Embryosackmutterzelle.

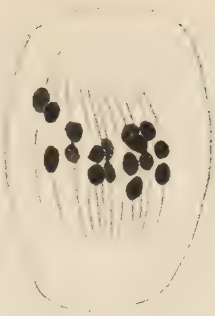
Um die Verhältnisse bei der Tetradenteilung einer *Malvacee* mit »mehrzelligem Archespor» zu erläutern, benutze ich *Lavatera thuringiaca* als Beispiel. Wenn sich der Kern der definitiven Embryosackmutterzelle bei dieser in Spirem befindet, hat der Kern der oberhalb liegenden akzessorischen Embryosackmutterzelle das Synapsisstadium erreicht, in dem er sich in der Regel während der ganzen Zeit befindet, während welcher die definitive Embryosackmutterzelle Tetradenteilung durchmacht. In dem Kern der definitiven Embryosackmutterzelle wurden die für eine Reduktionsteilung charakteristischen Synapsis-, Spirem- und Diakinese-Stadien beobachtet. In frühen Diakinesestadien sind die Gemini ziemlich gross und bilden oft charak-

teristische Ringe. Sie werden indes allmählich immer kürzer und dicker, so dass die für *Lavatera* typische, breit ellipsoidische Chromosomenform erreicht wird. In Diakinesestadien konnte die Chromosomenzahl nicht mit Sicherheit festgestellt werden, doch ergab sich approximativ, dass die haploide ungefähr 20 sein muss. In anderen Entwicklungsstadien der Tetradenteilung der definitiven Embryosackmutterzelle, die im folgenden besprochen werden, liess sich ohne Schwierigkeit konstatieren, dass die haploide Chromosomenzahl bei *Lavatera thuringiaca* gerade 20 ist. Fig. 19 zeigt eine heterotypische Spindel in der definitiven Embryosackmutterzelle. Charakteristisch für alle *Malvaceen* ist, dass die Spindel im oberen Teil der Zelle liegt. Darüber ist die akzessorische Embryosackmutterzelle mit dem Kern in Synapsis sichtbar. Fig. 20 a, b zeigen einen Fall, wo in der heterotypischen Spindel der definitiven Embryosackmutterzelle alle 40 Chromosomen leicht gezählt werden konnten. In Fig. 21 sieht man die zwei aus der heterotypischen Teilung hervorgegangenen Zellen. Ihre Kerne befinden sich in einem Prophasestadium der homotypischen Teilung mit längsgespaltenen Chromosomen, so dass ein an Diakinese erinnerndes Stadium entsteht. Bei *Primulaceen* sah Dahlgren (1916 S. 8) schöne gleichartige Stadien. Bei der homotypischen Teilung der definitiven Embryosackmutterzelle können sich die Dyadenkerne entweder gleichzeitig teilen, oder der chalazale eilt etwas in der Entwicklung voraus. In Fig. 22 befinden sich die homotypischen Spindeln in Anaphase, aber in der chalazalen ist bereits eine Zellplatte ausdifferenziert. In der unteren Spindel konnte festgestellt werden, dass die haploide Chromosomenzahl 20 beträgt (Fig. 23 a, b). Von den homotypischen Spindeln liegt die untere stets in der Längsrichtung der Samenanlage. Die obere kann entweder dieselbe Lage einnehmen oder mehr oder weniger schräg orientiert sein. Die vier aus der homotypischen Teilung hervorgegangenen Tetradenzellen können also entweder in einer Reihe liegen, oder die beiden mikropylaren nehmen eine schräge Lage zueinander ein (Fig. 25). Täckholm (1915) ist der Ansicht, dass in besonders kräftig crassinuzellaten Samenanlagen wegen der gleichmässiger verteilten Nahrungszufuhr jede beliebige Tetradenzelle ungefähr dieselbe Möglichkeit zur Weiterentwicklung hat. Die Samenanlagen bei *Lavatera thuringiaca* sind allerdings ziemlich kräftig crassinuzellat, und man sollte deshalb erwarten, dass jede beliebige der vier Tetradenzellen, die von der definitiven Embryosackmutterzelle herstammen, keimen könnte. Doch setzt immer nur die chalazale Megaspore die Ent-



19

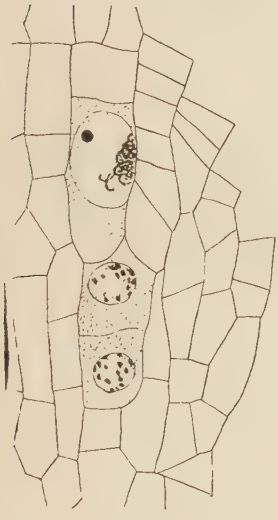
20 a



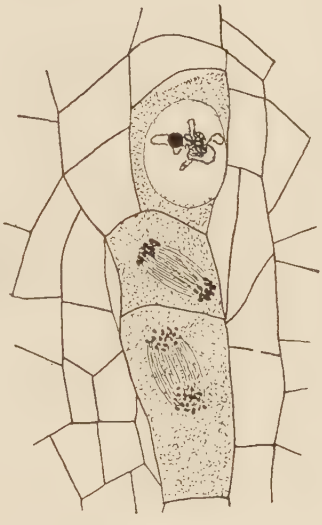
20 b

23 a

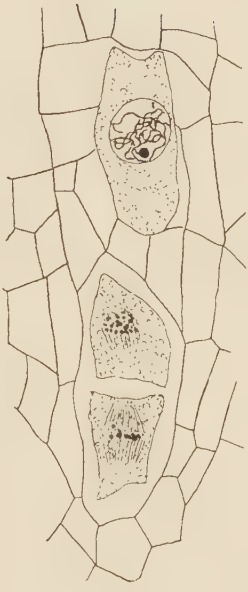
23 b



21



22



24

Fig. 19. *Lavatera thuringiaca.* Oberhalb der definitiven E. M. Z., deren Kern sich in heterotypischer Teilung befindet, ist eine akzessorische E. M. Z. mit dem Kern in Synapsis sichtbar. Vergr. 600: 1. Fig. 20 a, b. *Lavatera thuringiaca.* Die heterotypische Spindel in einer definitiven E. M. Z. Zwei konsekutive Schnitte abgebildet. In Fig. 20 a sind 23 und in Fig. 20 b 17 der 40 Chromosomen sichtbar. Vergr. 1350: 1. Fig. 21. *Lavatera thuringiaca.* Oberhalb der zwei nach der heterotypischen Kernteilung der definitiven E. M. Z. entstandenen Zellen befindet sich eine akzessorische E. M. Z. mit dem Kern in Synapsis. Vergr. 600: 1. Fig. 22. *Lavatera thuringiaca.* Homotypische Teilung der definitiven E. M. Z. Oben sieht man eine akzessorische E. M. Z. Vergr. 600: 1. Fig. 23 a, b. *Lavatera thuringiaca.* Die untere der homotypischen Spindeln von voriger Figur. Aus der Abbildung ergibt sich die haploide Chromosomenzahl 20. Zwei konsekutive Schnitte. Ein Chromosom X auf die beiden Schnitte verteilt. Vergr. 890: 1. Fig. 24. *Althaea sulphurea.* Homotypische Teilung der definitiven E. M. Z. Oben ist eine akzessorische E. M. Z. sichtbar, von der oberen Dyadenzelle durch steriles Gewebe getrennt. Vergr. 600: 1.

wicklung zum Embryosack fort. Nach kürzerer oder längerer Zeit degenerieren also die drei mikropylar gelegenen Tetradenzellen, jedoch äusserst selten gleichzeitig, sondern gewöhnlich in basipetaler Reihenfolge.

Nach dieser Schilderung der Tetradenteilung der definitiven Embryosackmutterzelle wollen wir die Entwicklung der akzessorischen Embryosackmutterzelle (oder Zellen) bei *Lavatera thuringiaca* verfolgen. Wie oben erwähnt, wird gewöhnlich in den akzessorischen Embryosackmutterzellen das Synapsisstadium nicht überschritten, bis die definitive die Reduktionsteilung durchgemacht hat; hierauf aber können eine oder mehrere von ihnen ihre Entwicklung in der Richtung auf die Tetradenteilung hin mehr oder weniger weit fortsetzen. Oberhalb des definitiven einkernigen Embryosackes findet man sehr oft eine oder mehrere akzessorische Embryosackmutterzellen, deren Kern sich in Spirem, Strepsinema oder Stadien befindet, die sich der voll ausgebildeten Diakinese nähern. Das Gewöhnlichste ist, dass sie dann degenerieren. Fig. 26 zeigt einen Fall, wo zwei akzessorische Embryosackmutterzellen in der Samenanlage vorhanden sind, von denen sich der Kern der einen in Synapsis befindet; in der anderen Zelle, die ungewöhnlich gross ist und längs der Seite der aus der definitiven Embryosackmutterzelle entstandenen Tetrade liegt, hat der Kern das Strepsinemastadium erreicht. In Fig. 27 befindet sich der Kern in der oberen der beiden akzessorischen Embryosackmutterzellen in Synapsis, in der unteren aber hat er sich dem Diakinesestadium genähert, und aus Fig. 28 a und b, die Detailfiguren dieses Kernes sind, geht hervor, dass ungefähr 20 Gemini gebildet werden. Dann und wann findet man, dass die Entwicklung noch weiter gehen kann. Fig. 29 veranschaulicht einen Fall, wo in einer akzessorischen Embryosackmutterzelle eine heterotypische Spindel gebildet ist. Die 40 Chromosomen in dieser Spindel haben sich auf zwei konsekutive Schnitte verteilt (Fig. 30 a und b); in dem einen Schnitt können leicht 16, in dem anderen 24 Chromosomen gezählt werden. Oberhalb des einkernigen Embryosackes, der durch die Tetradenteilung der definitiven Embryosackmutterzelle entstanden ist, finden sich in Fig. 31 zwei akzessorische Embryosackmutterzellen. In der oberen wird eine heterotypische Spindel angetroffen, in der unteren befindet sich der Kern in einem Prophasestadium. In Fig. 32 sieht man die zwei Zellen, die durch Teilung einer akzessorischen Embryosackmutterzelle entstanden sind. Auch in dieser Dyade befinden sich die Kerne in einem diakineseartigen Stadium. Dass ich niemals homotypische Spindeln und Tetraden sah, die aus akzessorischen Embryosackmutterzellen hervorgegangen waren, kann nicht

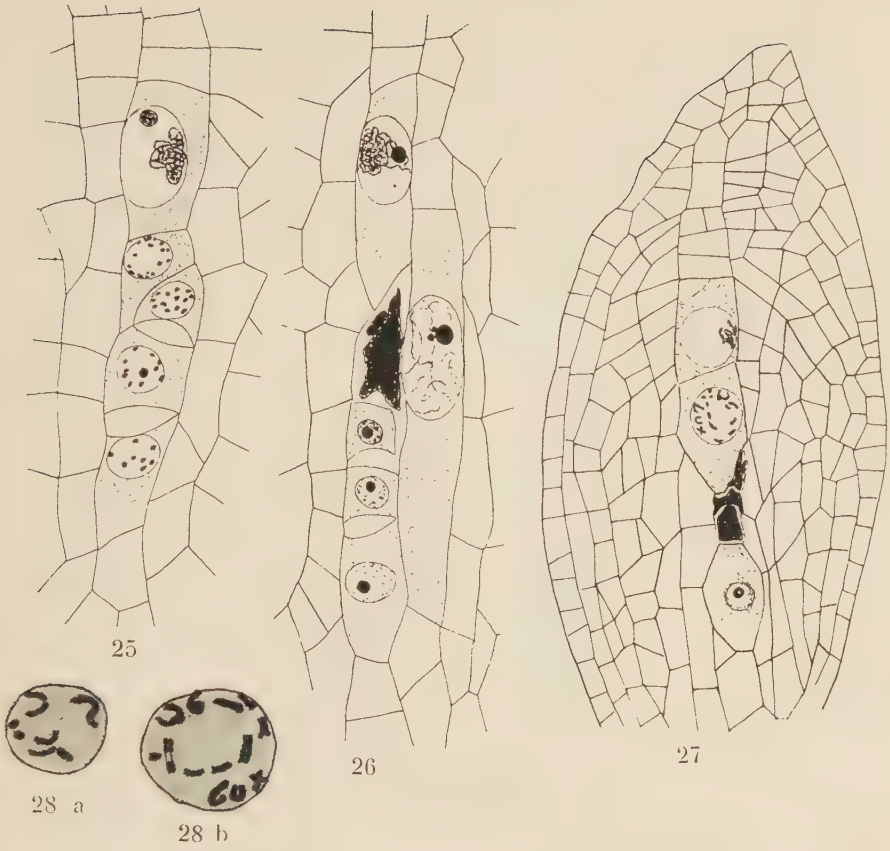


Fig. 25—28. *Lavatera thuringiaca*. Fig. 25. Oberhalb der Tetrade, die durch die Tetradenteilung der definitiven E. M. Z. entstanden ist, sieht man eine akzessorische E. M. Z. mit dem Kern in Synapsis. Vergr. 600: 1. Fig. 26. Eine akzessorische E. M. Z. befindet sich oberhalb und eine neben der von der definitiven E. M. Z. herstammenden Tetrade, in der die oberste Megaspore degeneriert ist. Vergr. 600: 1. Fig. 27. Oberhalb des einkernigen Embryosackes, der aus der chalazalen der vier Megasporen entstanden ist, die durch Tetradenteilung der definitiven E. M. Z. gebildet worden sind, sieht man zwei akzessorische E. M. Z., von denen sich der Kern der unteren in einem Stadium nahe der Diakinese befindet. Vergr. 330: 1. Fig. 28 a, b. Der Kern der unteren akzessorischen E. M. Z. von voriger Figur. Zwei konsekutive Schnitte. Vergr. 890: 1.

wundernehmen, wenn man bedenkt, dass der Kern in einer akzessorischen Embryosackmutterzelle nur recht selten das Diakinesestadium überschreitet. Doch beobachtete ich in einigen Fällen zwei einkernige Embryosäcke in einer Samenanlage von *Lavatera thuringiaca*. Fig. 33 zeigt einen solchen Fall; aus der Lage der Säcke geht deutlich hervor, dass hier sowohl eine definitive als eine akzessorische Embryosackmutterzelle Tetradenteilung erfahren haben. In dem abgebildeten Fall scheint der obere Embryosack, der also von einer akzessorischen Embryosackmutterzelle herstammt, der lebenskräftigere zu sein.

Wenn es auch im allgemeinen ziemlich selten ist, dass der Kern in einer akzessorischen Embryosackmutterzelle bei *Lavatera thuringiaca* das Diakinesestadium erreicht, so trifft man doch mitunter Fruchtknoten, wo in vielen Samenanlagen der Kern der akzessorischen Embryosackmutterzellen weiter in seiner Entwicklung gekommen ist. In einer Schnittserie eines Fruchtknotens von *Lavatera thuringiaca*, in der 11 Samenanlagen auf das Glas gekommen waren, fand ich z. B. in drei der Samenanlagen eine akzessorische Embryosackmutterzelle mit dem Kern in Diakinese; in einer vierten stand der Kern in der einen akzessorischen Embryosackmutterzelle in einem Prophasestadium vor der Diakinese, und in der anderen befand er sich in einem Metaphasestadium der heterotypischen Teilung; in einer fünften war der Kern in der einen akzessorischen Embryosackmutterzelle in Diakinese, während die andere oberhalb liegende akzessorische Embryosackmutterzelle eine heterotypische Spindel enthielt, und in einer sechsten der elf Samenanlagen hatte eine akzessorische Embryosackmutterzelle Tetradenteilung durchgemacht, so dass zwei einkernige Embryosäcke in dieser Samenanlage vorhanden waren.

Abgesehen von *Lavatera thuringiaca* habe ich nur in wenigen Fällen, nämlich bei *Modiola caroliniana, Sidalcea neo-mexicana* und *Malvastrum peruvianum* beobachtet, dass sich der Kern in einer akzessorischen Embryosackmutterzelle ausnahmsweise weiter als bis zum Diakinesestadium entwickelt. Bei *Modiola caroliniana* und *Sidalcea neo-mexicana* fand ich ziemlich grosse Ähnlichkeit mit *Lavatera thuringiaca* in bezug auf die Entwicklung der akzessorischen Embryosackmutterzellen. Bei *Modiola caroliniana* beobachtete ich in drei Samenanlagen eine heterotypische Spindel in einer akzessorischen Embryosackmutterzelle. Fig. 34 zeigt einen solchen Fall. Die horizontale Lage der heterotypischen Spindel dürfte auf dem Druck beruhen, den der kräftig wachsende, einkernige Embryosack ausübt. Bei *Sidalcea neo-mexicana* befanden sich in einer Samenanlage zwei einkernige Embryosäcke mit derselben Lage und dem gleichen Aussehen wie in Fig. 33 bei *Lavatera thuringiaca*. Auch in diesem Fall war also der einkernige Embryosack, der aus der Tetradenteilung der akzessorischen Embryosackmutterzelle hervorgegangen war, der grössere und hatte vielleicht die grösssere Aussicht, sich zum fertigen Embryosack zu entwickeln. Bei *Malvastrum peruvianum* bemerkte ich nur in einer einzigen Samenanlage oberhalb eines einkernigen, von der definitiven Embryosackmutterzelle herstammenden Embryosackes eine akzessorische Embryosackmutterzelle, deren Kern sich in einem Metaphasestadium der heterotypischen Teilung befand.

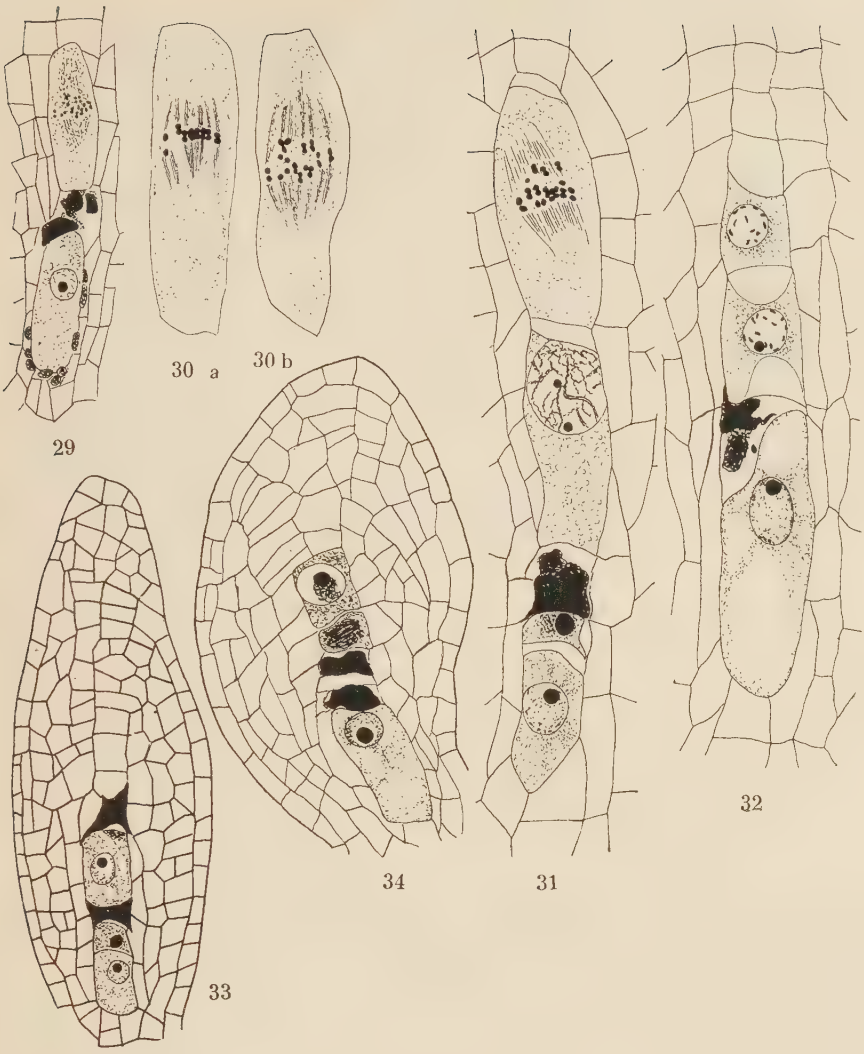


Fig. 29—33. *Lavatera thuringiaca.* Fig. 29. Heterotypische Kernteilung in einer akzessorischen E. M. Z. Unten ein einkerniger Embryosack, von der definitiven E. M. Z. herstammend. Vergr. 330: 1. Fig. 30 a, b. Die heterotypische Spindel von voriger Figur, die 40 Chromosomen zeigend. Zwei aufeinander folgende Schnitte. In Fig. 30 a sind 16 und in Fig. 30 b 24 Chromosomen sichtbar. Vergr. 600: 1. Fig. 31. Zwei akzessorische E. M. Z. oberhalb des einkernigen Embryosackes, der von der definitiven E. M. Z. herstammt. In der oberen akzessorischen E. M. Z. befindet sich der Kern in heterotypischer Teilung. Fig. 32. Erklärung im Text. Vergr. 600: 1. Fig. 33. Sowohl die definitive als eine akzessorische E. M. Z. haben Tetradenteilung durchgemacht. Vergr. 330: 1. Fig. 34. *Modiola caroliniana.* Der Kern in der einen der beiden akzessorischen E. M. Z., die sich oberhalb des einkernigen Embryosackes befinden, der von der definitiven E. M. Z. herstammt, befindet sich in heterotypischer Teilung. Vergr. 330: 1.

Bei *Lavatera trimestris* fand ich einmal eine Samenanlage, die es nicht unwahrscheinlich macht, dass sich auch bei dieser Pflanze bisweilen — wenn auch nur in äusserst seltenen Fällen — eine akzessorische Embryosackmutterzelle wie bei *Lavatera thuringiaca* entwickeln kann. In dieser Samenanlage waren nämlich zwei Embryosäcke entwickelt; in dem einen war der Eiapparat ausgebildet, aber die Polkerne noch getrennt; der andere, der in meinem Präparat etwas beschädigt war, enthielt wahrscheinlich vier Kerne. Die Embryosäcke lagen nebeneinander; welcher von beiden aus der definitiven oder einer akzessorischen Embryosackmutterzelle entstanden war, kann ich natürlich nicht sagen.

Wenn eine hinreichend grosse Anzahl Samenanlagen untersucht würde, würden vermutlich bei den allermeisten *Malvaceen* mit »mehrzelligem Archespor» vereinzelte Samenanlagen zeigen, dass die Entwicklung im Kern einer akzessorischen Embryosackmutterzelle weiter als bis zu Diakinesestadien fortschreiten kann. Die Regel scheint jedoch zu sein, dass das voll ausgebildete Diakinesestadium nicht erreicht wird. Die akzessorischen Embryosackmutterzellen sind gewöhnlich oberhalb der aus der definitiven Embryosackmutterzelle entstandenen Tetrade wahrnehmbar und können dann eine ansehnliche Grösse erreichen, wie Fig. 26 und 35 zeigen. In etwas späteren Stadien weisen sie gewöhnlich Zeichen von beginnender Degeneration auf und sind im allgemeinen völlig degeneriert, wenn der Embryosack, der von der definitiven Embryosackmutterzelle herstammt, das Zweikernstadium erreicht hat.

Bei *Malvaceen*, die eine einzige Archesporzelle besitzen, geht die Tetradenteilung in gewöhnlicher, normaler Weise vor sich. Die Archesporzelle wird zur Embryosackmutterzelle, deren Kern die für eine Reduktionsteilung charakteristischen Prophasestadien durchmacht. Aus seinen Diakinesestadien lässt sich die Chromosomenzahl im allgemeinen schwer feststellen. Bei *Malva moschata* — die jedoch »mehrzelliges Archespor» besitzt — ist es mir gleichwohl gelungen, in der Diakinese des Kernes der definitiven Embryosackmutterzelle die haploide Chromosomenzahl zu 20 festzustellen (Fig. 36 a, b). Die heterotypische Spindel liegt immer im oberen Teil der Embryosackmutterzelle. Die Dyadenzellen sind ungefähr gleich gross, und die homotypischen Spindeln haben bei *Malvaceen* mit einer einzigen Embryosackmutterzelle dieselbe Orientierung, wie sie in Verbindung mit der Tetradenteilung der definitiven Embryosackmutterzelle bei *Lavatera thuringiaca* geschildert wurde. Als Resultat der homotypischen

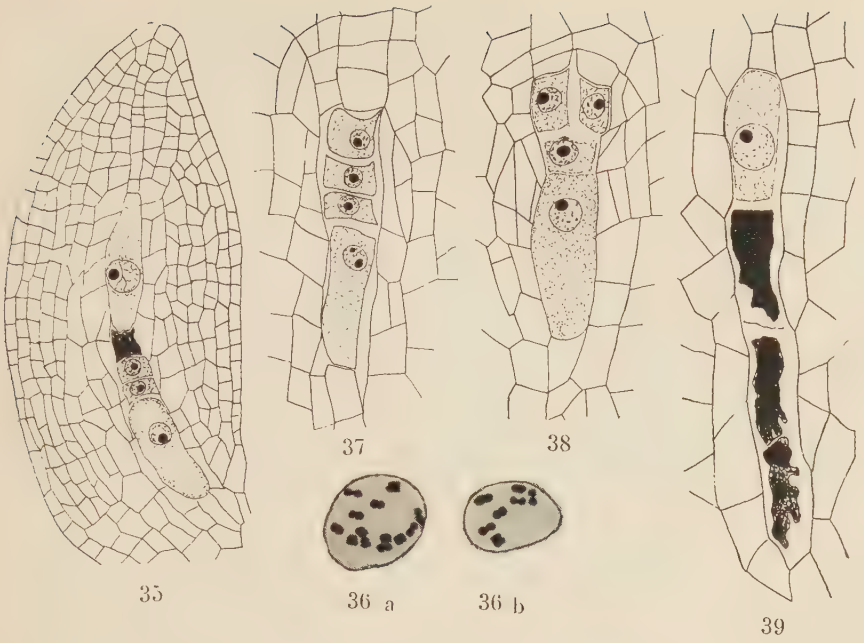


Fig. 35. *Malva silvestris*. Eine akzessorische E. M. Z. oberhalb der von der definitiven E. M. Z. herstammenden Tetrade. Vergr. 330: 1. Fig. 36 a, b. *Malva moschata*. Kern der definitiven E. M. Z. in Diakinese. 20 Gemini. Vergr. 890: 1. Fig. 37, 38. *Malva palmata*. Tetraden. Vergr. 600: 1. Fig. 39. *Althaea sulphurea*. Oberhalb der von der definitiven E. M. Z. herstammenden Tetradenzellen, die sämtlich degeneriert sind, sieht man eine akzessorische E. M. Z. Vergr. 600: 1.

Teilung entstehen in allen von mir untersuchten Fällen vier Tetradenzellen.

Jönsson (1879—80), Guignard (1882) und Woycicki (1922) haben einige Angaben über die Tetradenteilung in der Samenanlage bei einigen *Malvaceen* gemacht. Jönsson (1879—80) gibt für *Malva crispa* drei Megasporen an, von denen die unterste den Embryosack konstituiert. Ich fand immer vier Tetradenzellen bei dieser *Malva*-Art; die Erklärung für Jönssons unrichtige Angabe dürfte sicherlich die sein, dass er eine sog. T-Tetrade beobachtet hatte. Guignard (1882) sagt: »On ne voit naître que trois cellules filles dans la cellule mère de l'*Anoda hastata*, tandis qu'il s'en forme quatre dans le *Malva capensis*.» Was seine Beobachtung bei *Anoda hastata* betrifft, so handelte es sich auch hier vielleicht um eine T-Tetrade. Bei der nahestehenden *Anoda cristata* fand ich immer vier Megasporen. Woycicki (1922) gibt an, dass *Malva neglecta* eine Tetrade von vier Megasporen hat. Die Richtigkeit dieser Angabe kann ich bestätigen. Ausserdem kann ich hinzufügen, dass die definitive Embryosackmut-

terzelle bei folgenden *Malvaceen* immer eine Tetrade von vier Megasporen bildet: *Malope trifida*, *Lavatera trimestris*, *L. thuringiaca*, *L. arborea*, *Althaea sulphurea*, *A. officinalis*, *Malva alcea*, *M. moschata*, *M. mauritiana*, *M. oxyloba*, *M. parviflora*, *M. palmata*, *M. heterophylla*, *M. limensis*, *M. silvestris* und *M. pusilla*, *Sidalcea neo-mexicana*, *S. candida*, *Malvastrum peruvianum*, *Modiolastrum malvifolium* und *Hibiscus trionum*. Bei allen diesen können die zwei oberen Megasporen entweder neben- oder über- oder schräg zueinander liegen. Fig. 37 und 38 von *Malva palmata* zeigen die beiden extremen Fälle für das Aussehen der Tetrade bei derselben Art. Von den Tetradenzellen sind die drei mikropylaren ungefähr gleich gross und kleiner als die chalazale. Wenn die drei oberen Megasporen degenerieren, kann die Degeneration sie sehr ungleichmässig treffen, besonders wenn sie in einer Reihe übereinander liegen. Schon bei der Schilderung der Tetradenteilung bei *Lavatera thuringiaca* wurde darauf hingewiesen, dass sie bei dieser oft nicht gleichzeitig degenerieren. Bisweilen *(Lavatera thuringiaca*, Fig. 26; *Malva silvestris*, Fig. 35; *M. neglecta*, *M. alcea*, *Sidalcea candida*, *Malvastrum peruvianum*, *Anoda cristata)* beobachtete ich, dass die oberste zuerst degeneriert. Mitunter *(Malva silvestris)* werden von den vier Tetradenzellen die oberste und zweitunterste, mitunter *(Malva palmata)* die beiden mittleren zuerst von der Degeneration betroffen.

Manchmal fand ich, dass alle vier aus der definitiven Embryosackmutterzelle hervorgegangenen Tetradenzellen degenerieren. In allen Fällen, wo ich dieses beobachtete, handelte es sich um *Malvaceen* mit »mehrzelligem Archespor» *(Althaea sulphurea*, *Malva limensis)*. Fig. 39 zeigt einen solchen Fall. Ich halte es nicht für wahrscheinlich, dass sich in einem derartigen Fall eine akzessorische Embryosackmutterzelle entwickelt und den Embryosack konstituiert, da sie in solchen Samenanlagen eine äusserst geringe Tendenz zu fortgesetzter Entwicklung zeigt. Es erscheint mir am wahrscheinlichsten, dass die Samenanlage in ihrer Entwicklung stehenbleibt und vielleicht später untergeht. Bei den *Malvaceen* sitzen die Samenanlagen meist so dicht, dass einige früher oder später in der Entwicklung zurückbleiben und anderen Platz machen müssen. Bisweilen fand ich auch in meinen Schnittserien durch gut fixierte Fruchtknoten, deren Samenanlagen zwei-, vier- oder achtkernige Embryosäcke enthielten, einzelne Samenanlagen mit degenerierten Embryosäcken.

Es wurde bereits im vorigen darauf hingewiesen, dass die Samenanlagen der *Malvaceen* crassinuzellat sind. Schon Jönsson (1879—80)

gibt für *Malva crispa* an, dass »die Anzahl der Deckzellen sieben bis neun beträgt». Guignard (1882) äussert sich in allgemeinen Wendungen folgendermassen über die *Malvaceen:* »Plusieurs genres ont été l'objet de mes observations et m'ont conduit à des résultats analogues. En général le nucelle prend une form allongée; les divisions se produisent d'abord dans l'initiale de la calotte qui n'atteint pas une grande épaisseur.» Auf seinen Figuren sind drei Deckzellen oberhalb der Tetrade bei *Malva capensis* sichtbar, während sich zwei oberhalb einer Archesporzelle von *Anoda hastata* befinden. Die Ergebnisse meiner eigenen Beobachtungen über die Anzahl der Deckzellen oberhalb der definitiven Embryosackmutterzelle oder ihrer Derivate bei einigen *Malvaceen* sind aus nachstehendem Verzeichnis ersichtlich. In den Fällen, wo die fragliche Art eine oder mehrere akzessorische Embryosackmutterzellen mit dem Kern in Prophase besitzt, sind diese bei der Anzahl der Deckzellen mitgerechnet.

Malope trifida: Oberhalb der definitiven E. M. Z. befinden sich ca. 10 Deckzellen.
Modiola caroliniana: Oberhalb des einkernigen Embryosackes befinden sich ca. 7—10 Deckzellen.
Lavatera thuringiaca: Oberhalb der Dyadenzellen befinden sich ca. 9 Deckzellen.
» *trimestris:* Oberhalb der definitiven E. M. Z. befinden sich ca. 9 Deckzellen.
» *arborea:* Oberhalb der Tetrade befinden sich mindestens ca. 8 Deckzellen.
Althaea sulphurea: Oberhalb der Tetrade befinden sich ca. 18 Deckzellen.
Malva moschata: Oberhalb der definitiven E. M. Z. befinden sich ca. 9 Deckzellen.
» *alcea:* Oberhalb des einkernigen Embryosackes befinden sich ca. 9 Deckzellen.
» *silvestris:* Oberhalb der definitiven E. M. Z. befinden sich ca. 8—9 Deckzellen.
mauritiana: Oberhalb der Dyadenzellen befinden sich ca. 12 Deckzellen.
crispa: Oberhalb der Tetrade befinden sich ca. 9 Deckzellen.
» *neglecta:* Oberhalb der Tetrade befinden sich ca. 12 Deckzellen.
» *pusilla:* Oberhalb des einkernigen Embryosackes befinden sich ca. 10 Deckzellen.
» *oxyloba:* Oberhalb der Tetrade befinden sich ca. 7 Deckzellen.
» *parviflora:* Oberhalb des einkernigen Embryosackes befinden sich ca. 12 Deckzellen.
» *palmata:* Oberhalb der Tetrade befinden sich ca. 4—5 Deckzellen.
» *heterophylla:* Oberhalb der Tetrade befinden sich ca. 7 Deckzellen.
» *limensis:* Oberhalb der Dyade befinden sich ca. 4 Deckzellen.
Sidalcea neo-mexicana: Oberhalb der Tetrade befinden sich ca. 6 Deckzellen.
» *candida:* Oberhalb der Tetrade befinden sich ca. 8—10 Deckzellen.
Malvastrum peruvianum: Oberhalb des einkernigen Embryosackes befinden sich ca. 6 Deckzellen.
Modiolastrum malvifolium: Oberhalb des einkernigen Embryosackes befinden sich ca. 7—10 Deckzellen.

Plagianthus pulchellus: Oberhalb der definitiven E. M. Z. befinden sich ca. 8 Deckzellen.

Anoda cristata: Oberhalb des einkernigen Embryosackes befinden sich ca. 12 Deckzellen.

Hibiscus trionum: Oberhalb der Dyade befinden sich ca. 8—10 Deckzellen.

Wie aus diesem Verzeichnis hervorgeht, sind also die Samenanlagen bei den meisten *Malvaceen*, besonders bei *Althaea sulphurea*, ziemlich kräftig crassinuzellat.

Die Entwicklung des Embryosackes vor der Befruchtung.

Wenn wir von seltenen und im vorigen erwähnten Ausnahmefällen absehen, entwickelt sich bei allen *Malvaceen* in der Samenanlage ein einziger Embryosack, der aus der chalazalen der vier Megasporen entsteht, die bei der Tetradenteilung der definitiven Embryosackmutterzelle gebildet werden. Diese Megaspore, die nach der Degeneration der drei oberen den einkernigen Embryosack repräsentiert, nimmt kräftig an Wachstum zu. Die dem Embryosack zunächst liegenden Nuzelluszellen werden verdrängt und degenerieren, ebenso auch die akzessorischen Embryosackmutterzellen, wenn solche vorhanden sind. Das meiste Plasma liegt im oberen Teil des einkernigen Embryosackes, und hier trifft man gewöhnlich auch den Kern. Im unteren Teil befindet sich meist eine Vakuole. Fig. 40 zeigt die erste Teilung im Embryosack bei *Sidalcea candida*. Diese wie auch die zweite und dritte Teilung erfolgen offenbar sehr rasch. Ausser bei *Sidalcea candida* habe ich die erste Teilung im Embryosack nur einmal bei *Malva silvestris* beobachtet. Von den zwei Kernen, die hierdurch entstehen, kommt der eine in den mikropylaren, der andere in den chalazalen Teil des Embryosackes zu liegen (Fig. 41). Unterhalb des im chalazalen Ende liegenden Kernes ist oft eine kleine Vakuole ausgebildet. Der grösste Teil des Plasmas ist um die beiden Kerne in dem zweikernigen Embryosack angesammelt, und zwischen diesen befindet sich immer eine grosse Vakuole. Die zweite Teilung im Embryosack beobachtete ich bei *Malva pusilla* (Fig. 42), *M. silvestris* und *Anoda cristata*. Wie aus Fig. 42 hervorgeht, liegt die chalazale Spindel in der Längsrichtung des Sackes, die mikropylare steht transversal. Aus der Metaphasenplatte in der letztgenannten Spindel kann man die haploide Chromosomenzahl approximativ zu etwa 20—30 bestimmen. Nach der Lage der Kerne in dem vierkernigen Embryosack zu urteilen, scheint die eben erwähnte Orientierung der Spindeln bei der zweiten Teilung im Sack bei den *Malvaceen* sehr

gewöhnlich zu sein. Ich fand nämlich in dem vierkernigen Embryosack meist die zwei mikropylaren Kerne mehr oder weniger nebeneinander und die zwei chalazalen übereinander liegend. Schon Jönsson (1879—80) hat auf eine solche Lage der vier Kerne bei *Malva crispa* hingewiesen. Ich kann hinzufügen: *Lavatera thuringiaca, L. trimestris, Modiola caroliniana, Malva pusilla, M. neglecta, M. oxyloba, M. parviflora, M. palmata, M. heterophylla, Sidalcea neo-mexicana, Malvastrum peruvianum* und *Anoda cristata.* Seltener ist es, dass die beiden chalazalen Kerne in dem vierkernigen Embryosack eine Lage einnehmen, wie sie Fig. 43 zeigt. In Fig. 44 ist die dritte Teilung im Embryosack bei *Malva palmata* abgezeichnet. Ausserdem beobachtete ich diese Teilung einmal bei *Malva alcea.* Aus der einen der mikropylaren Spindeln auf Fig. 44 konnte die haploide Chromosomenzahl für *Malva palmata* zu ungefähr 20 bestimmt werden. Die obere der beiden mikropylar gelegenen Spindeln in Fig. 44 dürfte die Synergidenkerne bilden, die untere den Kern der Eizelle und den einen Polkern. Der andere Polkern und ein Antipodenkern werden aus der oberen der beiden Spindeln im chalazalen Ende des Embryosackes hervorgehen, während aus der unteren die zwei anderen Antipodenkerne entstehen werden. Es ist wahrscheinlich bei *Malva palmata* gewöhnlich, dass die beiden chalazalen Spindeln bei der dritten Teilung im Embryosack eine Lage wie in Fig. 44 einnehmen, denn in den vielen Fällen, wo ich bei dieser Art drei Antipodenzellen wahrnahm, liegen sie immer übereinander (Fig. 45). In den jungen achtkernigen Embryosäcken liegen vier Kerne im oberen und vier im unteren Teil. Die Entwicklung des Embryosackes erfolgt nach dem Normaltyp. Sehr bald tritt Zellbildung sowohl im mikropylaren als chalazalen Teil des Embryosackes ein, wodurch die Zellen des Eiapparates und die Antipodenzellen entstehen. Ich konnte bei *Malva heterophylla* feststellen, dass die Zellbildung in dem mikropylaren Teil ein klein wenig früher einsetzt als im chalazalen. Rasch wandern die Polkerne aufeinander zu und begegnen sich in der Mitte des Embryosackes (Fig. 45).

Der befruchtungsreife Embryosack ist sehr gross, oft makroskopisch wahrnehmbar und arm an Plasma. Meist hat er sich kräftig bogenförmig gekrümmt, was für die ganze Samenanlage gilt, die eine schwach kampylotrope Form annimmt (Fig. 49). Schon wenn sich der Embryosack im Zweikernstadium befindet, beginnt er, schwach bogenförmig zu werden (Fig. 41). Der fertige Embryosack ist im mikropylaren Ende ziemlich breit, wird aber nach dem chalazalen

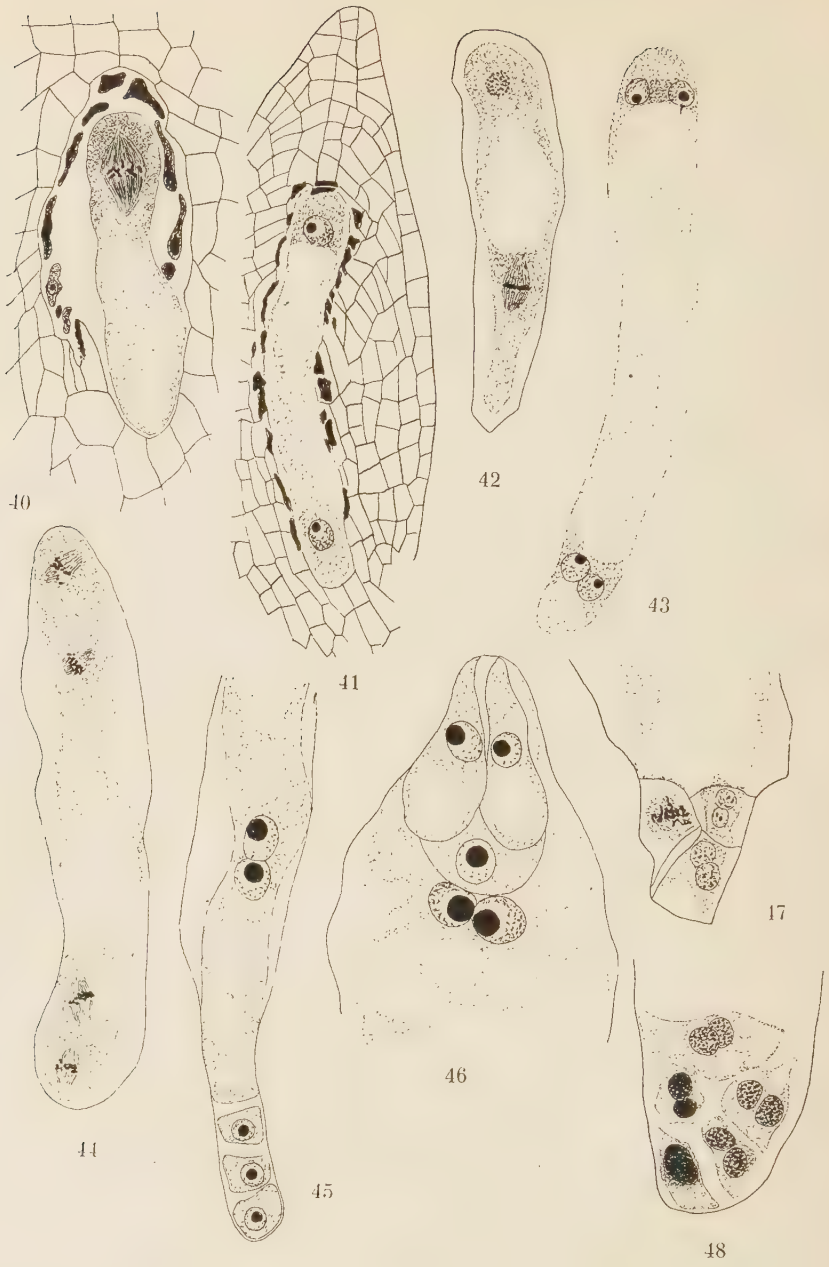


Fig. 40. *Sidalcea candida*. Die erste Teilung im Embryosack. Vergr. 600: 1. Fig. 41. *Lavatera thuringiaca*. Zweikerniger Embryosack. Vergr. 330: 1. Fig. 42. *Malva pusilla*. Die zweite Teilung im Embryosack. Vergr. 600: 1. Fig. 43. *Lavatera thuringiaca*. Vierkerniger Embryosack. Vergr. 330: 1. Fig. 44. *Malva palmata*. Die dritte Teilung im Embryosack. Vergr. 600: 1. Fig. 45. *Malva palmata*. Der untere Teil des Embryosackes mit den Antipoden und den Polkernen. Vergr. 600: 1. Fig. 46. *Malope trifida*. Der obere Teil eines befruchtungsreifen Embryosackes mit Eiapparat und Polkernen. Vergr. 600: 1. Fig. 47. *Lavatera thuringiaca*. Antipoden. Mitose in einer der drei Antipodenzellen. Zwei sind zweikernig. Vergr. 600: 1. Fig. 48. *Lavatera thuringiaca*. Der Antipodenapparat besteht aus fünf Zellen, von denen wenigstens vier zweikernig sind. Vergr. 600: 1.

zu immer schmaler, das sich kräftig gegen die Chalaza einbiegt (Fig. 49). Der befruchtungsreife Embryosack ist von der Nuzellusepidermis immer durch eine grössere oder kleinere Anzahl Deckzellen getrennt. Während der ganzen Zeit, während welcher der Embryosack wächst, finden lebhafte Zellteilungen in den Deckzellen statt, so dass der fertige Sack oft von noch mehr Deckzellen bedeckt ist als die definitive Embryosackmutterzelle, trotzdem ein Teil der dem wachsenden Embryosack zunächst liegenden Deckzellen verdrängt wird und degeneriert.

Die Synergiden sind fast in der ganzen Familie von gleichem Typ, gewöhnlich ziemlich gross und nach oben mehr oder weniger zugespitzt. Der untere Teil wird in der voll entwickelten Synergide immer von einer Vakuole eingenommen, und oberhalb dieser liegt ungefähr in der Mitte der Synergide der Zellkern in Plasma eingebettet (Fig. 46). Besonders bei den Gattungen *Malope* (Fig. 46), *Malva*, *Malvastrum*, *Nototriche* und *Sidalcea* beobachtete ich nach oben scharf zugespitzte Synergiden. Bei *Hibiscus trionum* sind sie dagegen oben stumpfer, was auch aus Guignards Fig. 11 in seiner Arbeit »La double fécondation chez les *Malvacées*» (1904) hervorgeht. Ein sog. »Fadenapparat» kommt bei den *Malvaceen* nicht vor.

In der Eizelle liegt der Kern, umgeben von Plasma, im unteren Teil. Er ist immer wenigstens etwas grösser als der der Synergide (vgl. Guignard 1904 S. 304). Der obere Teil der Eizelle wird zum grossen Teil von einer Vakuole eingenommen. Die Eizelle ist birnenförmig und streckt sich weiter in den Embryosack hinab als die Synergiden.

Die beiden Polkerne treffen sich, wie oben erwähnt, in der Mitte des Embryosackes. Sie sind ungefähr gleich gross und mit einem grossen Nukleolus versehen. In dem befruchtungsreifen Embryosack sind sie näher an den Eiapparat gerückt, und kurz vor oder bei der Befruchtung befinden sie sich manchmal unmittelbar an der Eizelle (Fig. 46) oder ein Stück von ihr entfernt; im letzteren Falle sieht man dann stets einen Plasmastrang vom unteren Teil des Eiapparates nach den Polkernen ausgehen. Die beiden Polkerne liegen entweder über- oder nebeneinander. In der Literatur finden sich einige Angaben über den Zeitpunkt, in dem sich die beiden Polkerne bei einigen *Malvaceen* vereinigen. Guignard (1904 S. 304) gibt für *Hibiscus trionum* an, dass »les deux noyaux polaires sont accolés ensemble, mais non fusionnés, car leur nucléoles restent distincts». Er sagt weiter: »Par contre, chez d'autres *Malvacées*, telles que le *Lavatera*, le noyau secondaire est formé avant la fécondation.» Ich kann die

Richtigkeit von Guignards Beobachtungen sowohl für *Hibiscus trionum* als für *Lavatera thuringiaca* bestätigen. Über *Malva silvestris* sagt Woycicki (1922 S. 116—117): »Chez *Malva silvestris* le noyau secondaire est formé avant la fécondation mais ses deux nucléoles restent aussi distincts.» Auf Grund der Beobachtungen von Woycicki müssen wir feststellen, dass bei *Hibiscus trionum* vor der Befruchtung nicht nur die Nukleolen distinkt sind, sondern dass man dann wirklich immer zwei Polkerne sieht, welche dicht nebeneinander liegen. Dies ergibt sich auch aus Guignards Figuren (Guignard 1914 S. 303). Bei *Lavatera thuringiaca* ist in dem unbefruchteten Embryosack der Zentralkern, der durch die Vereinigung der beiden Polkerne entstanden ist, mit einem grossen Nukleolus versehen. Was Woycickis Beobachtungen bei *Malva silvestris* über den Zeitpunkt für die Vereinigung der Polkerne betrifft, will ich bemerken, dass seine Mikrophotographie (Woycicki 1922 Fig. 3 Pl. I) nicht völlig beweiskräftig erscheint. Ich selbst fand bei dieser *Malva*-Art zwei dicht nebeneinander liegende Polkerne vor der Befruchtung. Um völlige Gewissheit über den Zeitpunkt für die Vereinigung der Polkerne zu erlangen, muss ja aber der Befruchtungsprozess näher studiert werden, was ich bei dieser *Malvacee* nicht getan habe. Für *Malvastrum peruvianum* stellte ich dagegen mit voller Bestimmtheit fest, dass die Polkerne nicht vereinigt sind, wenn ein Spermakern in Kontakt mit dem einen von ihnen angetroffen wird (Fig. 54). *Malva pusilla*, *M. palmata* und *Pavonia sepium* zeigen noch in einem so späten Stadium, wenn der Pollenschlauch die eine Synergide zerstört hat, zwei aneinander liegende Polkerne. Ausser in den bisher genannten Fällen fand ich in dem befruchtungsreifen Embryosack zwei dicht aneinander liegende Polkerne bei folgenden *Malvaceen: Malope trifida*, *Malva alcea*, *M. crispa*, *M. neglecta*, *M. oxyloba*, *M. heterophylla*, *M. limensis*, *Sidalcea neomexicana*, *Nototriche flabellata*, *Plagianthus pulchellus*, *Anoda cristata* und *Abelmoschus sp.* Bei *Malva moschata* sind zwei Polkerne vorhanden, wenn Pollenschläuche im Griffel angetroffen werden.

Unsere Kenntnis über die Antipoden in der Familie *Malvaceae* war bisher überaus gering. Asplund (1920 S. 40) gibt an, dass sich die einzige Angabe, welche vorliegt, auf die Gattung *Anoda* bezieht. Es ist Guignard (1882 S. 170), der für *Anoda hastata* mitteilt, dass »les antipodes deviennent assez volumineux; au noyau primitif de chacune d'elles succèdent parfois deux noyaux rapprochés l'un de l'autre comme dans les exemples cités précédemment; leur partage n'est pas suivi de celui de la cellule». Guignard macht indes in derselben

Arbeit (1882) auch eine Angabe über die Antipoden bei *Sida arborea*. In seiner Figurerklärung (S. 196) zu der von ihm gegebenen Abbildung des Embryosackes bei dieser sagt er: »Les antipodes ne divisent pas leur noyaux.» Hieraus und aus seiner Figur geht hervor, dass *Sida arborea* drei einkernige Antipodenzellen besitzt. Geringen Wert hat die Angabe von Jönsson (1879—80) über die Antipoden bei *Malva crispa*. Auch nach der schematischen Figur, die J. Brunnthaler von dem Embryosack bei *Althaea glabriflora* (in Wettstein 1911 S. 602) gibt, wage ich kein Urteil über die Beschaffenheit der Antipoden bei dieser. Das Studium der Antipoden der *Malvaceen* ist wegen der Ähnlichkeit, welche angrenzende Nuzelluszellen im chalazalen Teil der Samenanlage oft mit Antipoden aufweisen, mit grosser Schwierigkeit verbunden. Bei der Untersuchung der Antipoden von *Didiscus pilosus*, welche Pflanze zu den *Umbelliferen* gehört, weist Håkansson (1923 S. 17) darauf hin, dass er mit derselben Schwierigkeit zu kämpfen hatte. Für einige *Malvaceen* kann ich jedoch Angaben über die Antipoden machen. *Malva neglecta, M. parviflora, M. palmata, M. heterophylla, Malvastrum peruvianum* und *Abelmoschus sp.* haben drei kleine, einkernige Antipodenzellen, die von ziemlich kurzer Beständigkeit sind. In dem fertigen Embryosack sind nur degenerierte Reste von ihnen wahrzunehmen. *Althaea sulphurea, Malva alcea, M. moschata, Sidalcea neo-mexicana* und *Nototriche flabellata* haben anfangs drei kleine, einkernige Antipodenzellen, aber ob diese später vielleicht zweikernig werden, wage ich nicht zu sagen. Bei *Sidalcea neo-mexicana* und *Nototriche flabellata* sind sie in dem befruchtungsreifen Embryosack auf alle Fälle degeneriert. Klein und degeneriert, meist nicht einmal wahrnehmbar, sind die Antipoden in den fertigen Säcken bei *Malva crispa, M. oxyloba, M. pusilla* und *Modiolastrum malvifolium*.

Anoda cristata stimmt in bezug auf die Kernzahl der Antipoden mit der von Guignard (1882) untersuchten *Anoda hastata* überein und erhält also schliesslich drei zweikernige Antipodenzellen. Im Verhältnis zu dem grossen Embryosack müssen die Antipoden bei *Anoda cristata* als sehr klein betrachtet werden. In dem befruchtungsreifen Sack können sie bisweilen noch vorhanden sein, weisen aber doch meist zu diesem Zeitpunkt ein mehr oder weniger degeneriertes Aussehen auf. In einigen Fällen glaube ich beobachtet zu haben, dass die Zahl der Antipodenzellen bei *Anoda cristata* sogar drei übersteigen kann.

Lavatera thuringiaca hat anfangs drei einkernige Antipodenzellen, die im Verhältnis zu dem grossen Embryosack klein sind. Sie werden

später, ehe noch der Embryosack voll befruchtungsfertig ist, zweikernig. Wirkliche Mitosen wurden hierbei beobachtet (Fig. 47). Die Antipoden nehmen dabei wenig an Grösse zu. Die Kerne der Antipodenzellen weisen gewöhnlich in dem fertigen Embryosack Zeichen von Degeneration auf, bisweilen aber können sie längere Zeit unverändert bleiben. Auf alle Fälle ist der Antipodenapparat auch in Säcken wahrnehmbar, welche junge Endospermstadien enthalten, und es kann mitunter geschehen, dass in diesen Embryosäcken die zwei Kerne in jeder Antipodenzelle zu sehen sind. Bei verschiedenen Säcken, die einige Endospermkerne enthalten, zeigt sich deutlich, dass der Antipodenapparat aus mehr als drei Antipodenzellen bestehen kann, was ich auch einmal in einem fertigen, unbefruchteten Sack gefunden habe (Fig. 48). In dem abgebildeten Falle besteht der Antipodenapparat aus fünf Zellen, von denen wenigstens vier zweikernig sind, und dies gilt vielleicht auch für die fünfte, in der jedoch weit vorgeschrittene Degeneration eine sichere Feststellung der Kernanzahl verhindert.

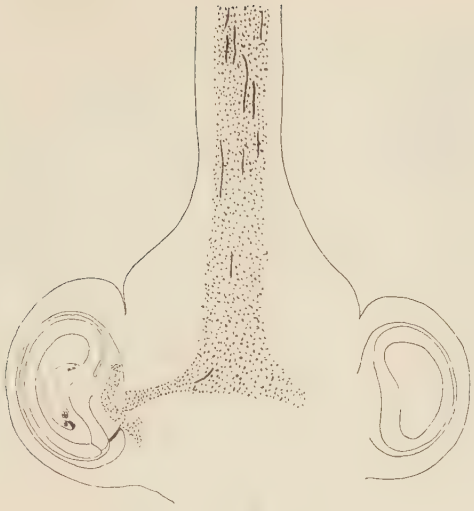
Bei einigen *Malva*-Arten (*Malva mauritiana*, *M. crispa* und *M. palmata*) beobachtete ich ausser normalen Embryosäcken auch unbefruchtete Riesenembryosäcke, die vielmal grösser als gewöhnliche befruchtungsreife Säcke waren. In nahegelegenen Samenanlagen im Fruchtknoten trifft man in den Embryosäcken weit entwickelte Embryonen und zahlreiche Endospermkerne. Die Riesenembryosäcke weisen keinerlei Zeichen von Degeneration auf. Ihr Eiapparat ist von gewöhnlichem Aussehen, doch sind seine Zellen bedeutend grösser als in normalen befruchtungsreifen Säcken. Bei *Malva mauritiana* und *M. crispa* waren die Riesenembryosäcke, die ich antraf, mit zwei grossen, dicht aneinander liegenden Polkernen versehen, aber bei *M. palmata* waren sie in solchen Säcken zu einem Zentralkern mit grossem Nukleolus vereinigt. Samenanlagen, welche Riesenembryosäcke enthalten und leere Samen bilden, dürften wohl dann und wann auch bei verschiedenen anderen *Malvaceen* anzutreffen sein.

Bei keiner *Malvacee* fand ich Stärke im Embryosack. Schon d'Hubert (1896) gibt an, dass der Embryosack bei *Sida carpinifolia* keine Stärke enthält.

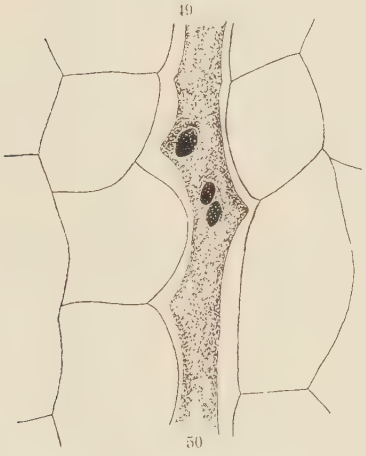
Das Leitgewebe, der Pollenschlauchverlauf und die Befruchtung.

Das Leitgewebe, der Pollenschlauchverlauf und die Befruchtung sind bereits, vor allem von Guignard (1904), so ausführlich geschildert worden, dass ich verhältnismässig wenig hinzuzufügen habe. Von diesem Forscher und insbesondere von Schumann (in Engler-Prantl 1895) erhalten wir Angaben über die Beschaffenheit des Griffels bei verschiedenen *Malvaceen*-Gattungen, über die Narbe und den Platz der Narbenpapillen. Die Pollenkörner, die an den Narbenpapillen haftenbleiben, sind gross und zackig und mit vielen Poren für das Keimen der Pollenschläuche versehen. Aus einem Pollenkorn entwickeln sich viele Pollenschläuche, wie bereits Strasburger (1884 b S. 44 und Fig. 57—59 Taf. II) beobachtet und Guignard (1904 S. 299—300) für *Althaea rosea* und *Hibiscus trionum* angegeben hat. Bei *Althaea rosea* fand Guignard (1904) bis etwa zehn Pollenschläuche bei einem Pollenkorn, und ich selbst beobachtete eine mindestens ebenso grosse Anzahl bei *Malva pusilla*. Bei *Malva neglecta* konnte ich feststellen, dass 14 Schläuche von einem Pollenkorn entwickelt wurden. Bei den *Valerianaceen* fand Asplund (1920 S. 45), dass oft ein Pollenschlauch aus jeder der drei Poren des Pollenkornes auswuchs. Es ist offenbar für die *Malvaceen* mit ihren meist sehr grossen Pollenkörnern zweckmässig, dass zum Zwecke der Befestigung eine grosse Anzahl Pollenschläuche ausgebildet wird. Sie winden sich um die Narbenpapillen, und einer der Pollenschläuche jedes Pollenkorns wächst zwischen die basalen Partien der Narbenpapillen und in das unterliegende Gewebe hinein, wo er bald auf das Leitgewebe trifft. Den Pollenschlauchverlauf im Griffel im Verhältnis zu dessen Schleimzellen schildert Guignard (1904) eingehend für *Althaea* und *Hibiscus*. Das Leitgewebe im Griffel tritt sehr schön hervor. Es besteht aus mehr oder weniger rektangulären Zellen und ist zentral gelegen. Fig. 49 zeigt das Leitgewebe im Griffel und im Fruchtknoten bei *Malva neglecta*. Fig. 50 gibt ein Detailbild vom Verlauf des Pollenschlauches im Griffel von *Malvastrum peruvianum*. Der Pollenschlauch wächst interzellular und trennt die angrenzenden Zellschichten voneinander, ohne sie zu zerstören. In Fig. 50 sieht man die beiden Spermakerne, die dicht aneinander gerückt sind und kein Eigenplasma haben. Sie besitzen ovale Form, sind chromatinreich und liegen vor dem vegetativen Kern, der ein Stück weiter hinten

sichtbar ist. Die Teilung des generativen Kerns habe ich bei den *Malvaceen* nicht beobachtet. Guignard (1904 S. 302) gibt indes folgendes an: »Peu de temps après la pénétration du tube pollinique dans le tissu sous-jacent aux poils stigmatiques, le noyau générateur se présente encore avec une forme plus ou moins allongée et étirée, à une distance variable de l'extrémité du tube. Plus tard, les deux gamètes formés par division du noyau générateur peuvent être aperçus dans la région antérieure du tube.» Guignards Beobachtungen beziehen sich wohl in erster Linie auf *Hibiscus trionum* und möglicherweise *Althaea*. Nach ihm (1904 S. 303) trifft man die Spermakerne im allgemeinen in einigem Abstand vom äussersten Ende des Pollenschlauches. Wie aus Fig. 50 hervorgeht, können sie bei *Malvastrum peruvianum* ziemlich weit von der Spitze des Schlauches liegen. Das Leitgewebe teilt sich im untersten Teil des Griffels in Zweige, welche zu jeder Samenanlage gehen (Fig. 49). J. Brunnthaler (in Wettstein 1911 S. 602) gibt eine Figur über den Weg des Pollenschlauches bei *Althaea glabriflora*. Nachdem der Pollenschlauch bei *Malva* das Leitgewebe verlassen hat und an dem Gefässbündel der Samenanlage vorbeigegangen ist, ist der Weg zu dem Teil der Mikropyle, der von dem äusseren Integument gebildet wird, sehr kurz. Dadurch dass sich die Spitze des äusseren Integumentes in den vollausgebildeten Samenanlagen der *Malvaceen* dicht an die Wände der Fruchtknotenfächer anschliesst, wird der Pollenschlauchverlauf praktisch genommen vollkommen endotrop. Nach J. Brunnthalers Untersuchungen kommt ein endotroper Pollenschlauchverlauf bei einer grossen Anzahl *Columniferae* vor (Wettstein 1911 S. 603). Fig. 51 zeigt den Pollenschlauchverlauf in den beiden Mikropyleabschnitten bei *Malva oxyloba*, und ich verweise auf das, was im vorstehenden hierüber gesagt wurde (S. 8). Wenn der Pollenschlauch die Nuzellusspitze erreicht hat, geht er gewöhnlich (*Lavatera*, *Malva*, *Malvastrum*) unverzweigt den kürzesten Weg nach dem mehr oder weniger tief unten im Nuzellusgewebe liegenden Embryosack. Bei den genannten Gattungen ist der Pollenschlauch während seines ganzen Verlaufes von der Narbe bis zum Embryosack ungefähr gleich breit. Sowohl im Leitgewebe als im Nuzellus pflegt er ziemlich lange nach der Befruchtung beobachtet werden zu können, wenn auch keineswegs in dem Masse wie z. B. in den Samenanlagen der *Onagraceen* (Täckholm 1915). Der Pollenschlauchverlauf im Nuzellus konnte z. B. in einer Samenanlage beobachtet werden, deren Embryosack einen so alten Embryo enthielt, wie er in Fig. 60 abgebildet ist.



49



50

Fig. 49. *Malva neglecta.* Längsschnitt durch den Fruchtknoten und den Griffel. Das Leitgewebe und das Gefässbündel im Funiculus punktiert. Teile einiger Pollenschläuche schematisch gezeichnet. Vergr. 30: 1. Fig. 50. *Malvastrum peruvianum.* Ein Teil des Pollenschlauches im Leitgewebe des Griffels. Vergr. 1010: 1.

Bei *Hibiscus trionum* ist nach Guignards Untersuchung (1904 S. 305) der Pollenschlauchverlauf im Nuzellus von recht bemerkenswerter Beschaffenheit: »Assez étroit dans le micropyle, le tube se dilate aussitôt qu'il est arrivé dans le tissu nucellaire; sa membrane qui était, comme on l'a vu, très mince dans le stigmate ou le style apparaît alors très épaisse et réfringente. Ordinairement il se dirige directement vers le sommet du sac embryonnaire, sur lequel son extrémité s'applique et s'étale au contact de l'appareil sexuel. Sou-

vent aussi, dès sa pénétration dans le sommet du nucelle, le tube se comporte d'une façon particulière et certainement très rare chez les plantes porogames. Il se ramifie, en effet, en plusieurs branches inégales, parmi lesquelles une seule ordinairement atteint le sac embryonnaire.» Ich kann diese Beobachtungen Guignards bestätigen, habe jedoch in meinem Material, das nicht besonders reichlich war, niemals so grosse Verzweigungen des Pollenschlauches gesehen wie er, sondern nur kleine Blindsäcke.

Schon Hofmeister (1858 S. 91, 92), der einige embryologische Angaben über *Malva neglecta*, *Lavatera Olbia* und *Hibiscus trionum* macht, teilt folgende richtige Beobachtung mit: »Der Pollenschlauch trifft auf den Embryosack genau in dessen Scheitelpunkte; hier breitet sein Ende sich bald fussförmig aus, bald gabelästig in zwei sehr kurze Zweige.» Das letztere dürfte er bei *Hibiscus trionum* wahrgenommen haben.

Eine moderne und genaue Untersuchung des Befruchtungsprozesses bei *Malvaceen* nahm Guignard (1900, 1904) vor. Er stellte fest, dass bei *Hibiscus trionum* Doppelbefruchtung stattfindet. Er gibt für diese Pflanze an, dass ein Spermakern deutlich mit dem Kern der Eizelle in Kontakt steht, wenn der Zentralkern seine Teilung durchmacht. Es ist wohl wahrscheinlich, dass Guignard Spermakerne oder Doppelbefruchtung auch bei anderen *Malvaceen* wahrgenommen hat, da er sich folgendermassen ausdrückt (Guignard 1904 S. 308): »En ce qui concerne la fécondation proprement dite, elle s'accomplit comme à l'ordinaire chez l'*Hibiscus* et les autres *Malvacées* examinées.»

Ich gehe nun dazu über, einige eigene Beobachtungen über die Befruchtung bei verschiedenen *Malvaceen* mitzuteilen. Der Pollenschlauch ergiesst seinen Inhalt in die eine Synergide, die dadurch zerstört und stark färbbar wird. Bei *Malva parviflora* sah ich mehrmals die Höhlungen in der Synergide, welche wahrscheinlich die Stellen andeuten, wo die beiden Spermakerne gelegen haben. Sie sind in Fig. 52 a sichtbar. Auf Fig. 52 b sieht man in der dazugehörigen Eizelle einen Spermakern innen im Kern der Eizelle liegen. Das Endosperm in dem dazugehörigen Embryosack bestand aus vier freien Kernen. Auch bei *Malva neglecta* beobachtete ich einmal die Höhlungen in der zerstörten Synergide, in denen wahrscheinlich die beiden Spermakerne gelegen hatten, aber in der dazugehörigen ungeteilten Eizelle konnte ich dann keinen Spermakern sehen, weder in Kontakt mit noch im Kern der Eizelle, sondern er war sicher mit

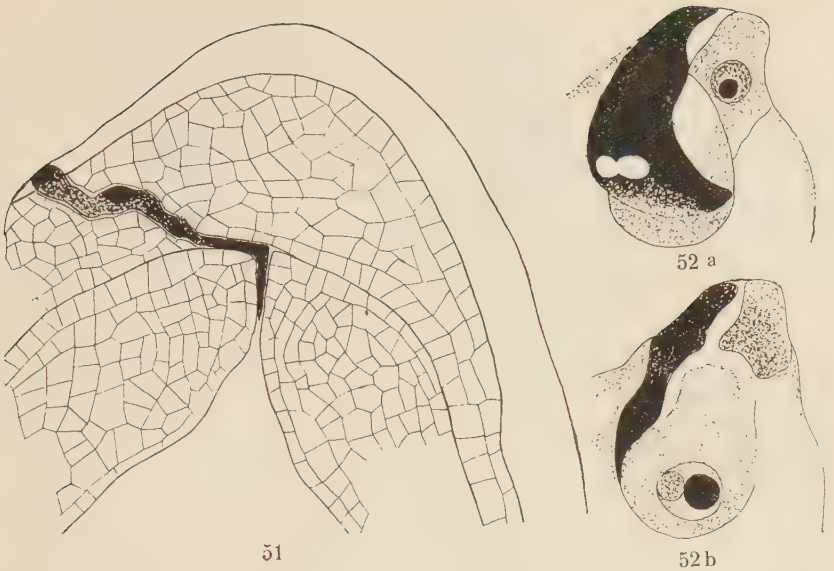


Fig. 51. *Malva oxyloba*. Der Verlauf des Pollenschlauches in den beiden Mikropyleabschnitten. Vergr. 360: 1. Fig. 52 a, b. *Malva parviflora*. In Fig. 52 a sind die Höhlungen in der zerstörten Synergide sichtbar, in welchen wahrscheinlich die Spermakerne gelegen haben. In der dazugehörigen Eizelle (Fig. 52 b) sieht man einen Spermakern im Kern der Eizelle. Vergr. 600: 1.

diesem verschmolzen. Höhlungen in der Synergide, in denen vermutlich die Spermakerne gelegen hatten, wurden auch von Juel (1907 S. 20) bei *Pyrola minor*, von Dahlgren (1916 S. 35, 61) bei *Trientalis europaea* und *Statice bahusiensis* sowie von Håkansson (1923 S. 75) bei *Levisticum officinale* beobachtet.

Fig. 53 a und b zeigen zwei aufeinander folgende Schnitte eines Embryosackes von *Malvastrum peruvianum*. In Fig. 53 a sieht man den einen Spermakern in Kontakt mit dem Kern der Eizelle, in Fig. 53 b den anderen auf dem Wege zu den beiden dicht aneinander liegenden Polkernen. Er befindet sich in der Plasmabrücke, die von dem unteren Teil des Eiapparates zu den Polkernen führt. Das Aussehen der Spermakerne bei *Malvastrum peruvianum* wurde bereits oben beschrieben (S. 37). Fig. 54 zeigt einen Spermakern in Kontakt mit dem einen der zwei dicht aneinander liegenden Polkerne bei *Malvastrum peruvianum*. In der Eizelle, die zu dem Embryosack gehört, von dem Fig. 54 einen Teil zeigt, war kein Spermakern zu bemerken.

Bei *Lavatera thuringiaca* sah ich einmal einen Spermakern in Kontakt mit dem Kern der Eizelle (Fig. 55 a). In dem dazugehörigen Embryosack machte der Zentralkern seine Teilung durch (Fig. 55 b).

Das Endosperm und der Embryo.

Die Teilung des primären Endospermkerns, die ich bei *Lavatera thuringiaca* (Fig. 55 b), *Pavonia sepium* und *Hibiscus trionum* wahrnahm, tritt gleich nach der Befruchtung und immer vor der Teilung der befruchteten Eizelle ein. Die Spindel liegt mitten im Embryosack oder in dessen oberem Teil mehr oder weniger weit vom Eiapparat. Bei *Hibiscus trionum* hat auch Guignard (1904 Fig. 13) die Teilung des Zentralkerns beobachtet und abgebildet. In der Spindel des primären Endospermkerns, die ich bei den genannten *Malvaceen* oftmals in Anaphase sah, war niemals eine Zellplatte zu bemerken. Ein typisches nukleares Endosperm scheint für die ganze Familie kennzeichnend zu sein, und sein Vorkommen in der Familie dürfte schon aus Hofmeisters (1858), Soltwedels (1881) und Guignards (1904) Arbeiten hervorgehen. Hofmeister (1858 S. 92), der *Malva neglecta*, *Lavatera Olbia* und *Hibiscus trionum* untersuchte, sagt: »Der Embryosack verdrängt das umgebende Gewebe des Eikerns bis auf eine dünne Schicht zu der Zeit, da am heranwachsenden Embryo die Kotyledonen sich zu zeigen beginnen. Von jetzt an füllet sich der Embryosack allmählich von den Innenwänden aus, mit durch freie Zellenbildung entstandenem Endosperm.» Soltwedel (1881 S. 360) beobachtete die Teilung freier Endospermkerne bei *Malva neglecta*. Aus Guignards (1904 S. 308) Arbeit geht hervor, dass *Hibiscus trionum* nukleares Endosperm hat. Ich stellte das Vorkommen von zwei freien Endospermkernen bei *Lavatera thuringiaca* (Fig. 56), *Malva pusilla*, *M. palmata*, *Pavonia sepium* und *Hibiscus trionum* fest. Vierkernige nukleare Endosperme fand ich bei *Malva neglecta*, *M. oxyloba*, *M. palmata*, *Sidalcea neo-mexicana*, *Modiolastrum malvifolium* und *Pavonia sepium*. Acht freie Endospermkerne sah ich bei *Malva neglecta*, *M. oxyloba* und *M. heterophylla*, sowie etwas ältere nukleare Endosperme bei *Modiola caroliniana* und *Malvastrum peruvianum*.

Die freien Endospermkerne liegen in einer dünnen plasmatischen Wandschicht. Die Teilungen im Endosperm erfolgen wenigstens anfangs simultan (Fig. 57). Dass die Teilungen der Endospermkerne auch in alten Säcken ganz sicher simultan geschehen können, beobachtete ich bei *Malva palmata*. Bei dieser lag das Plasma als eine dünne Schicht um die Wände des Sackes und den Embryo; in dieser Schicht liessen sich nicht weniger als ca. 150 Spindeln zählen, und

Fig. 53 a, b. *Malvastrum peruvianum.* Der eine Spermakern in Kontakt mit dem Kern der Eizelle (Fig. 53 a); der andere ist in der Plasmabrücke sichtbar, die vom unteren Teil des Eiapparates zu den Polkernen führt (Fig. 53 b). Vergr. 600: 1. Fig. 54. *Malvastrum peruvianum.* Ein Spermakern in Kontakt mit dem einen der Polkerne. Vergr. 600: 1. Fig. 55 a, b. *Lavatera thuringiaca.* Ein Spermakern in Kontakt mit dem Kern der Eizelle (Fig. 55 a) zu dem Zeitpunkt, in dem der Zentralkern seine Teilung durchmacht (Fig. 55 b). Vergr. 450: 1.

doch war nicht mehr als ungefähr der halbe Embryosack in der Schnittserie enthalten. Es dauert lange, ehe Zellbildung im Endosperm der *Malvaceen* eintritt. Bei *Malva palmata* konnte ich in einem Sack nicht weniger als etwa 2000 freie Kerne zählen.

Angaben über späte Endospermstadien liegen bei Hofmeister (1858 S. 92) und Guignard (1893, 1904) vor. Guignard (1904 S. 308) sagt u. a: »On sait que, chez les *Malvacées*, après s'être organisé en tissu, l'albumen se résorbe progressivement pendant le développement de l'embryon, sans toutefois disparaître jamais d'une façon complète.»

Hofmeister (1858 S. 92, 1861 S. 692) gibt an, dass die reifen

Samen der *Malvaceen* ausser Endosperm auch Perisperm wie bei *Piperaceen* und *Nymphaeaceen* enthalten. Diese Angabe dürfte unrichtig sein. Hofmeister (1858 S. 92) sagt selbst, dass der Embryosack das Nuzellusgewebe bis auf eine dünne Schicht verdrängt, wenn die Cotyledonen sich am Embryo zu zeigen beginnen, und Guignard (1893 S. 145) sagt über das Nuzellusgewebe im Samen: »Le tissu du nucelle a totalement disparu, sauf parfois du côté concave de la graine, où l'on peut en retrouver encore quelques assises écrasées; encore semble-t-il, dans ce cas, que la graine n'était pas complètement mûre.»

Schon oben wurde darauf hingewiesen, dass sich der Kern der Eizelle später als der primäre Endospermkern teilt, und es wurden einige Fälle angeführt, in denen sich wenige freie Endospermkerne im Embryosack finden, wenn der Spermakern noch nicht mit dem Kern der Eizelle verschmolzen ist. Die Teilung der Eizelle beobachtete ich vielmals bei *Malva verticillata* (Fig. 58), *M. oxyloba* und *M. heterophylla*. Die Spindel liegt allerdings immer in der Längsrichtung des Embryosackes, aber ein wenig schräg. Die Wand des zweizelligen Embryos erhält deshalb stets eine etwas, wenn auch unbedeutend, schräge Stellung. Ich stellte dies bei *Malva neglecta*, *M. pusilla*, *M. palmata*, *M. heterophylla* und *Lavatera thuringiaca* fest. Nach Guignards (1904 Fig. 14 S. 305) Abbildung ist dasselbe auch bei *Hibiscus trionum* der Fall. Bei dieser Pflanze ist nach Guignard (1904 S. 308) die Eizelle ungeteilt, wenn sich 16 Endospermkerne im Embryosack befinden, und der Embryo ist zweizellig, wenn 24 Endospermkerne längs der Innenwand des Embryosackes verteilt sind. Bei *Malva neglecta* fand ich, dass der Embryo einzellig war, wenn vier Endospermkerne resp. Spindeln im Sack angetroffen wurden; dagegen war er zweizellig, wenn das Endosperm aus acht Kernen bestand. Bei *Malva pusilla* ist der Embryo zweizellig, wenn sich das Endosperm im Achtkernstadium befindet. Wenn sich die Spindel bei der Teilung der Eizelle bei *Malva oxyloba* in einem Metaphasestadium befand, waren vier Endospermkerne in dem dazugehörigen Sack vorhanden; wenn sie in einem Anaphasestadium stand, betrug die Anzahl der Endospermkerne acht. Bei *Malva palmata* ist der Embryo ein- oder zweizellig, wenn das Endosperm sich im Sechzehnkernstadium befindet. Bei *Malva heterophylla* bestand das Endosperm aus acht Kernen, wenn die Teilungsspindel der Eizelle in einem Anaphasestadium war; in einem Embryosack mit zweizelligem Embryo wurden bei dieser Art 16 Endospermkerne gezählt. Bei *Sidalcea neo-mexicana*, *Lavatera thuringiaca* und *Modio-*

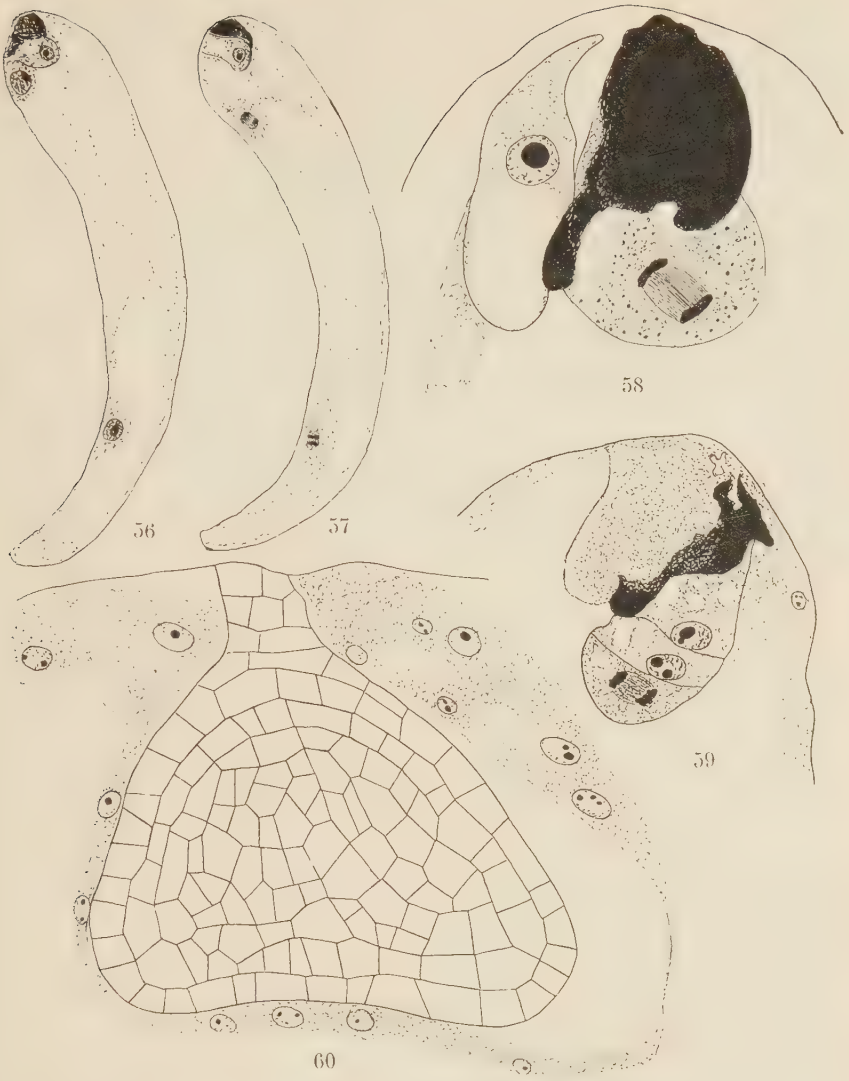


Fig. 56. *Lavatera thuringiaca.* Zweikerniges Endosperm. Vergr. 120: 1. Fig. 57. *Lavatera thuringiaca.* Die zwei ersten Kerne des Endosperms in Teilung. Vergr. 120: 1. Fig. 58. *Malva verticillata.* Der Kern der befruchteten Eizelle in Teilung (Anaphase). Im Embryosack befanden sich zu diesem Zeitpunkt vier freie Endospermkerne. Vergr. 600: 1. Fig. 59. *Lavatera thuringiaca.* Dreizelliger Embryo. Der Kern der untersten Zelle in Teilung. Vergr. 450: 1. Fig. 60. *Malva palmata.* Embryo. Der dazugehörige Embryosack enthielt gegen 2000 freie Endospermkerne. Vergr. 330: 1.

lastrum malvifolium war die Eizelle ungeteilt, wenn das Endosperm aus vier Kernen bestand. In einem Sack mit acht Endospermkernen war bei *Lavatera thuringiaca* der Embryo zweizellig.

Souèges (1922 S. 1435) gibt eine eingehende Schilderung von der Entstehung des Embryos bei *Malva neglecta*. In Fig. 59 ist der Embryo von *Lavatera thuringiaca* dreizellig, und die terminale Zelle enthält eine quergestellte Spindel. Fig. 60 zeigt einen ziemlich alten Embryo von *Malva palmata*. Der Suspensor ist kurz, aber deutlich, was auch bei *Malva neglecta* (Souèges 1922, Woycicki 1922), *M. verticillata* und *Malvastrum peruvianum* der Fall ist. Noch kürzer als bei den genannten *Malva*-Arten und *Malvastrum peruvianum* ist der Suspensor bei *Pavonia sepium* und *Hibiscus trionum*.

Es scheint ein für die *Malvaceen* charakteristischer Zug zu sein, dass die Cotyledonen des Embryos in dem reifen Samen mehr oder weniger stark gefaltet sind. Aus Guignards (1893) Arbeit geht hervor, dass dies bei *Althaea officinalis, Lavatera trimestris, Anoda parviflora, Hibiscus syriacus* und *Gossypium herbaceum* der Fall ist. Ich selbst stellte fest, dass bei *Pavonia sepium* die Cotyledonen in dem reifen Samen stark gefaltet sind.

Die Staubblätter.

Die Antheren der *Malvaceen* sind monothezisch. Die Wand des Staubbeutels ist in gewöhnlicher Weise gebaut. Unmittelbar auf die Epidermis folgt die Schicht, die sich zu der fibrösen entwickelt, und die darauf nach innen folgende wird früh verdrängt.

Die Tapetenzellen sind zuerst einkernig. Der Kern ist mit vielen Nukleolen versehen. Später, wenn die Pollenmutterzellen heterotypische und homotypische Teilung durchmachen, werden die Tapetenzellen mehrkernig, gewöhnlich zweikernig. Ihre Kerne entstehen durch Mitosen, was ich bei *Malva palmata, Malvastrum capense, Sida napaea* sowie *Pavonia spinifex* beobachtete und was schon Lantis (1912 S. 332) für *Abutilon Theophrasti* angegeben hat.

Ein interessantes Moment in der Entwicklung des Staubbeutels ist das Zerfliessen der Tapetenzellen, das zur Bildung eines Periplasmodiums führt. Schon Strasburger (1882 a S. 89, 1889 S. 60) hat für *Malva* und *Althaea* angegeben, dass die Tapetenzellen ihre Selbständigkeit verlieren und zwischen die Pollenkörner hineinwandern. Die Periplasmodiumbildung wurde von Juel (1915) bei *Lavatera trimestris* und *Hibiscus rosa sinensis* untersucht. Ich fand gut entwickelte Periplasmodien bei *Kitaibelia vitifolia, Malva moschata, M. crispa, M. neglecta, M. oxyloba, M. parviflora, M. palmata, M. heterophylla, M. limensis, M. waltherifolia, Malvastrum capense, M. peruvianum, Lavatera arborea* und *Pavonia spinifex*. Auch in anderen

Fällen (z. B. bei *Malva alcea*, *Sidalcea candida*, *Sida napaea* und *Hibiscus trionum*), wo nicht alle wünschenswerten Stadien vorlagen, machen es meine Beobachtungen doch höchst wahrscheinlich, dass Periplasmodiumbildung vorkommt. Bemerkenswert ist die Angabe, die Lantis (1912 S. 333) über die Tapetenzellen bei *Abutilon Theophrasti* macht: »While the spore walls are being formed, the tapetum begins to disorganize, but does not entirely disappear until the pollen grains are practically mature. In this respect *Abutilon* resembles *Oenothera*, *Gaura Lindheimeri*, etc.» Meine eigenen Beobachtungen bei *Abutilon Avicennae* machen es jedoch höchst wahrscheinlich, dass sich diese Art durch Periplasmodiumbildung auszeichnet. Es scheint mir, dass die Periplasmodiumbildung bei der Entwicklung des Staubbeutels ein sehr guter Familiencharakter ist.

Die Pollenmutterzellen liegen bei einer Anzahl *Malvaceen* in einer Reihe, bei anderen in mehreren Reihen. Das erstere ist nach Coulter u. Chamberlain (1915 S. 38) seit lange bekannt: »A number of cases are known in which the primary sporogenous cells, without division, become mother-cells, as has been long known in *Malva*.» Woycicki (1917 S. 63) teilt mit, dass *Malva silvestris* und *M. neglecta* zu dieser Kategorie gehören, und auch für *Althaea rosea* (Lantis 1912 S. 331) und *Gossypium*-Hybriden (Cannon 1903 S. 162) wird angegeben, dass die Pollenmutterzellen in einer Reihe liegen. Ich selbst fand dies bei folgenden: *Lavatera trimestris*, *Malva alcea*, *M. moschata*, *M. oxyloba*, *Sidalcea candida*, *Anoda cristata* und *Gossypium herbaceum*.

Lantis (1912) war wohl der erste, der nachwies, dass es *Malvaceen* gibt, deren Pollenmutterzellen in mehreren Reihen liegen. In seiner Arbeit über *Abutilon Theophrasti* sagt er: »The primary sporogenous cells initiate two successive divisions, one radial and the other periclinal. Each primary sporogenous cell, therefore, as a rule produces only four mother cells, these four cells being almost regularly shown in a cross-section of the microsporangium. Thus there is quite a contrast between *Abutilon* and *Althaea rosea*, since in the latter only a single mother cell is usually to be found in a cross-section of the microsporangium, and in *Malva* also the mother cell is reported to develop directly from the primary sporogenous cell.» Später gibt Woycicki (1917 S. 63—64) ein weiteres Beispiel für eine *Malvacee*, *Althaea officinalis*, bei der die Pollenmutterzellen in mehreren Reihen liegen. Wie aus dem Vorigen hervorgeht, wird für *Althaea rosea* angegeben, dass die Pollenmutterzellen bei dieser Art in einer Reihe liegen. Woycicki (1917) sagt: »Chez les *Malva silvestris* L. et chez les *Malva rotundifolia* L. l'assise goniale se compose, d'après les

idées jusqu'ici acceptées, d'une file longitudinale de cellules-mères de pollen; chez les *Althaea*, malgré la conviction générale qu'on en a, il y a toujours 3 ou 4 files de ces cellules. Autrement dit, chez les *Malva silvestris* L. et chez les *Malva rotundifolia* L. les cellules-mères primordiales sont elles-mêmes les cellules-mères définitives; chez les *Althaea* — les cellules-mères primordiales produisent les cellules-mères définitives.» In guter Übereinstimmung mit den Beobachtungen von Lantis und Woycicki bei *Abutilon Theophrasti* und *Althaea officinalis* stehen meine eigenen bei *Malvastrum capense* und *Sida napaea*, bei denen ich die Pollenmutterzellen in vielen Reihen liegend fand.

Den zytologischen Verhältnissen bei der Tetradenteilung der Pollenmutterzellen habe ich geringe Aufmerksamkeit geschenkt. Nur in einigen Fällen, bei *Malva moschata* und *Malvastrum capense*, studierte ich die heterotypische Teilung und bei der letzteren Pflanze auch die homotypische. Bei *Malva moschata* besteht das Zytoplasma der Pollenmutterzellen aus denselben zwei Bestandteilen — einem fibrösen Netzwerk und einer körnigen Substanz — die Byxbee (1900) bei einer *Lavatera*-Art beschrieben und Cannon (1903) bei *Gossypium*-Hybriden beobachtet hat. Die heterotypische Spindelbildung geht bei *Malva moschata* in derselben Weise vor sich, wie es Byxbee (1900) für *Lavatera* beschrieben hat. Die Spindel hat bei dieser wie bei *Lavatera* (Byxbee 1900) und *Gossypium* (Cannon 1903) einen multipolaren Ursprung. Bei *Malvastrum capense* sind die Gemini klein und die Chromosomen ellipsoidisch oder nahezu rund. Trotz ihrer geringen Grösse und ihrer Neigung, sich leicht zusammenzuballen, gelang es mir, die haploide Chromosomenzahl bei *Malvastrum capense* zu 21 zu bestimmen (Fig. 61 a, b, 62). Nach der heterotypischen Teilung bleibt Wandbildung aus und nach einem kurzen Interphasestadium tritt die homotypische Teilung ein. Die Pollenbildung bei *Malvastrum capense* folgt also dem simultanen Typ, der ja bei den Dikotyledonen vorherrscht. Simultane Pollenbildung wurde auch bei *Malva palmata, Sidalcea candida* und *Pavonia spinifex* konstatiert. Aus der Literatur geht hervor, dass auch folgende *Malvaceen* durch simultane Pollenbildung ausgezeichnet sind: *Abutilon Theophrasti* (Lantis 1912 S. 333), *Lavatera sp.* (nach Byxbee's, 1900, Figuren), *Malva neglecta* (Woycicki 1917 tabl. VI Fig. 31), *Gossypium*-Hybriden (Cannon 1903 Pl. 8 und S. 169).

Die interessanten zytologischen Verhältnisse, die bei der Reduktionsteilung der Pollenmutterzellen bei *Gossypium*-Hybriden vorkommen können, sind eingehend von Cannon (1903) studiert worden. Es gelang

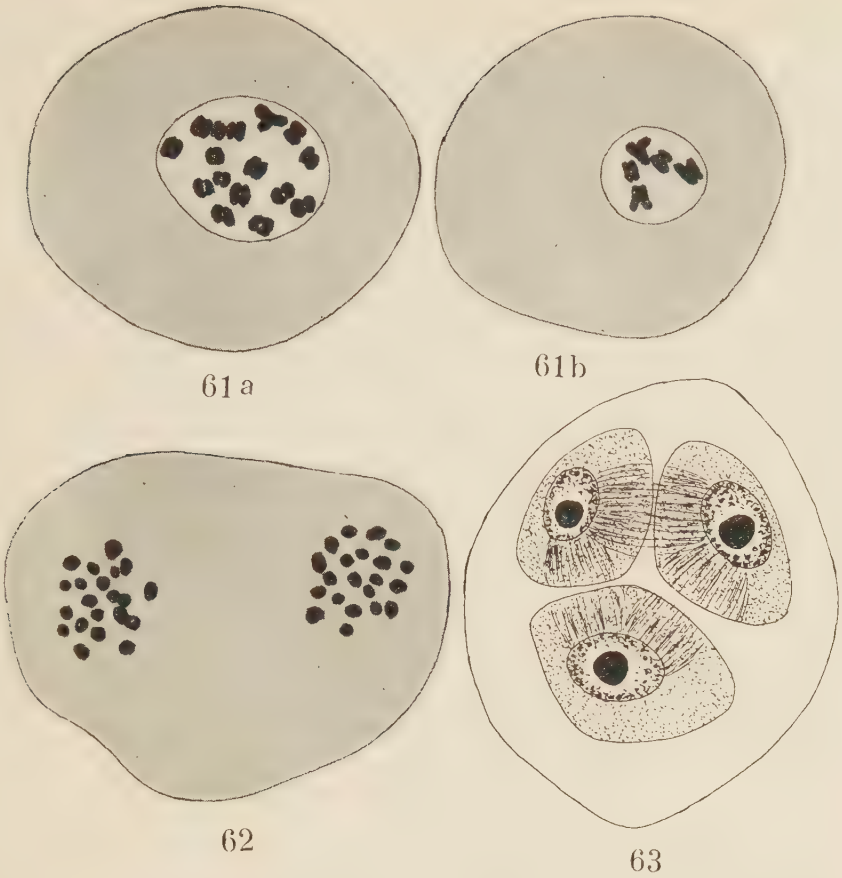


Fig. 61 a, b. *Malvastrum capense*. P. M. Z. (= Pollenmutterzelle). Der Kern in Diakinese. Zwei konsekutive Schnitte. In Fig. 16 a sind 16 Gemini, in Fig. 61 b fünf sichtbar. Vergr. 2025: 1. Fig. 62. *Malvastrum capense*. P. M. Z. Die homotypische Teilung (zwei Anaphasenplatten). Besonders in der rechten Platte treten deutlich die 21 haploiden Chromosomen hervor. Vergr. 2025: 1. Fig. 63. *Malvastrum capense*. Junge Pollentetrade. Vergr. 1285: 1.

ihm u. a., die haploide Chromosomenzahl für *Gossypium barbadense* × *herbaceum* zu 28 zu bestimmen (s. auch Tischler 1917 S. 193). In einer Arbeit von Balls (1906), die mir nicht zur Verfügung stand, gibt dieser an, dass eine *Gossypium*-Art (aus Ägypten) zwanzig haploide Chromosomen besitzt (s. Tischler 1917 S. 193).

Fig. 63 zeigt eine junge Pollentetrade von *Malvastrum capense*. Die Lininfäden zwischen den Kernen treten deutlich hervor. Die weitere Entwicklung der einkernigen Pollenkörner bietet wenig Interesse, wenn man von der Wandbildung absieht, die u. a. von Strasburger (1882 a) und Woycicki (1911) studiert worden ist, welche in ihren

Arbeiten weitere Literaturnachweise geben. In allen den Fällen, in denen ich fertige Pollenkörner beobachtete, waren diese mit einem vegetativen und einem generativen Kern versehen. Guignard (1904 S. 298) äussert sich über die Pollenkörner bei *Althaea rosea, Hibiscus, Lavatera* und *Kitaibelia* wie folgt: »En aucun cas, je n'ai vu le noyau générateur se diviser pour donner les deux gamètes mâles avant la formation des tubes polliniques sur le stigmate de la fleur.» Für *Abutilon Theophrasti* gibt Lantis (1912 S. 333) an, dass die fertigen Pollenkörner einen vegetativen und einen generativen Kern enthalten. Woycicki (1917 S. 63), der den Pollen einiger *Malvaceen* eingehend zytologisch studiert hat, beobachtete indes folgendes: »Dans un grain de pollen mûr des *Malva silvestris* L. et des *Malva rotundifolia* L. comme aussi des *Althaea officinalis* L. outre le noyau végétatif il y a surtout un élément générateur. On rencontre pourtant des grains avec des éléments générateurs doubles. Chez les *Malva silvestris* L. et les *Malva rotundifolia* L. le nombre de ces grains est à peu près de 20 %, chez les *Althaea officinalis* L. à peine 5—10 %.» Die Pollenkörner der *Malvaceen* sind kugelförmig, mit grossen Stacheln und vielen Öffnungen für die Pollenschläuche versehen sowie verhältnismässig sehr umfangreich. Sie unterscheiden diese Familie sehr gut von den verwandten Gruppen (Engler-Prantl 1895, S. 32).

Tiliaceae.

Das meiste Material der Familie *Tiliaceae* stammt aus dem hiesigen botanischen Garten und umfasst folgende Gattungen und Arten: *Tilia platyphyllos* Scop., *T. tomentosa* Moench., *Entelea palmata* Lindl. und *Sparrmannia africana* L. fil. Mein Material von *Tilia vulgaris* Hayne (Nomenklatur nach Lindman 1918), die oft in Uppsala kultiviert wird, ist in einem hiesigen Garten gesammelt. *Tilia cordata* Mill. (Nomenklatur nach Lindman 1918) wurde im Kirchsprengel Dalby in Uppland fixiert. *Corchorus trilocularis* L. wurde im Kopenhagener botanischen Garten gesammelt.

Vorzugsweise wurde Carnoys Fixierungsflüssigkeit angewendet. Das Studium der Samenanlagenentwicklung bei den *Tiliaceen*, vor allem der Gattung *Tilia*, ist mit ziemlich grossen technischen Schwierigkeiten verbunden. Die Wand des Fruchtknotens wird in einem frühen Stadium, meist ehe noch die Embryosackmutterzelle hervortritt,

bei *Tilia* sehr hart, weshalb es notwendig ist, sie ganz und gar oder teilweise wegzupräparieren, wodurch auch die Fixierungsflüssigkeit schnell eindringt. Bei *Entelea palmata* und *Sparrmannia africana* sind die Aussenwände der Fruchtknoten ziemlich zeitig mit kräftigen Haaren versehen, die, wenn sie nicht wegpräpariert werden, leicht dazu führen, dass das Mikrotommesser die Schnitte zerraspelt. In den Embryosäcken treten Stärkekörner auf, die der Beobachtung der Kerne Hindernisse bereiten. Die zahlreichen, grossen Schleimschläuche, die sich bei *Tilia* im Griffel befinden, erschweren das Studium des Leitgewebes und des Pollenschlauchverlaufes.

Der Bau des Fruchtknotens sowie Anzahl, Form und Orientierung der Samenanlagen.

Die Gattung *Tilia* hat einen fünffächerigen Fruchtknoten. In jedem Fach befinden sich zwei Samenanlagen. Bei *Tilia platyphyllos* und *T. vulgaris* sitzen die beiden Samenanlagen in jedem der fünf Fruchtknotenfächer in gleicher Höhe, bei *Tilia cordata* und *T. tomentosa* in verschiedener Höhe. Sie sind zentralwinkelständig, anatrop und apotrop. In der fertigen Samenanlage ist der Teil der Mikropyle, der von dem inneren Integument gebildet wird, gewöhnlich gerade nach unten gerichtet. Fig. 64 und 65 zeigen Längsschnitte durch ziemlich junge Fruchtknoten von *Tilia platyphyllos* und *T. cordata*.

Bei *Entelea palmata* und *Sparrmannia africana* ist der Fruchtknoten vierfächerig (Fig. 66). Der Querschnitt eines Fruchtknotens von *Sparmannia africana*, den Fig. 67 zeigt, ist ausnahmsweise sechsfächerig. In jedem Fach sind die zentralwinkelständigen Samenanlagen in zwei längsgerichteten Reihen angeordnet. *Entelea palmata* und *Sparrmannia africana* haben ungefähr vier bis sechs Samenanlagen in jeder Längsreihe. Die Samenanlagen sind anatrop und die allermeisten apotrop. Die mittleren sind nicht selten pleurotrop. Besonders bei *Sparrmannia africana* ist oft die unterste Samenanlage in jeder Längsreihe epitrop. Auch bei *Entelea palmata* kann dasselbe der Fal sein, wie aus Fig. 68 hervorgeht.

Bei *Corchorus trilocularis* ist der Fruchtknoten dreifächerig. Die zentralwinkelständigen Samenanlagen sitzen in jedem Fach sehr zahlreich in zwei Längsreihen, in jeder Reihe ungefähr 15. Sie sind anatrop und apotrop.

Die Entwicklung des Gynäceums wurde von Payer (1857) bei *Sparrmannia africana* und *Tilia americana* studiert.

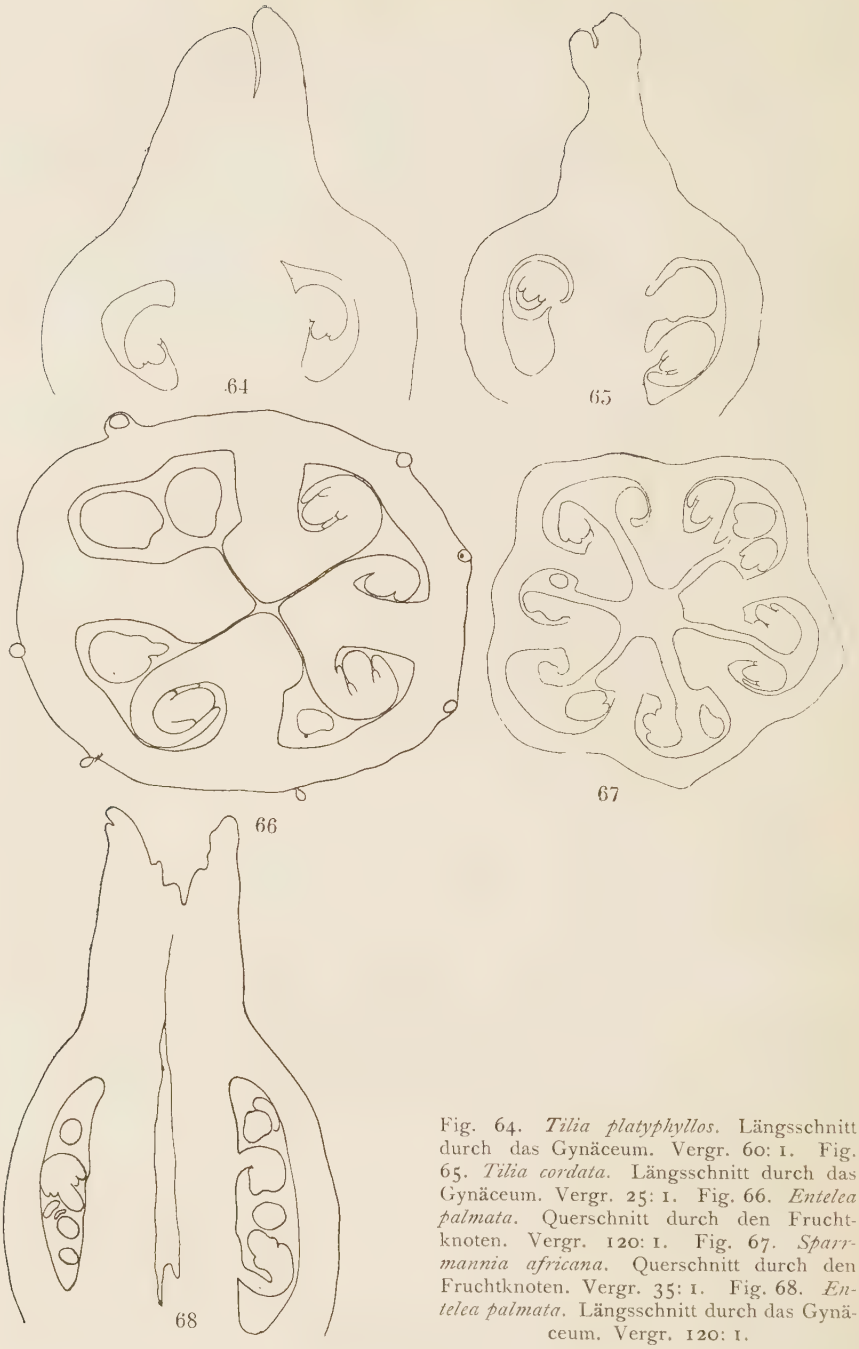


Fig. 64. *Tilia platyphyllos*. Längsschnitt durch das Gynäceum. Vergr. 60: 1. Fig. 65. *Tilia cordata*. Längsschnitt durch das Gynäceum. Vergr. 25: 1. Fig. 66. *Entelea palmata*. Querschnitt durch den Fruchtknoten. Vergr. 120: 1. Fig. 67. *Sparrmannia africana*. Querschnitt durch den Fruchtknoten. Vergr. 35: 1. Fig. 68. *Entelea palmata*. Längsschnitt durch das Gynäceum. Vergr. 120: 1.

Die Entwicklung der Samenanlagen bis zur Tetradenteilung.

Die Samenanlagen, die als kleine Ausbuchtungen an den Plazenten angelegt werden, biegen sich sehr früh um. Bei *Tilia platyphyllos* und *Sparrmannia africana* kann man die subepidermale Archesporzelle (Fig. 69 und 70) nicht wahrnehmen, ehe die Umbiegung stattgefunden hat. Alle von mir untersuchten *Tiliaceen* sind crassinuzellat (Asplund 1920). Die subepidermale Archesporzelle tritt keineswegs immer so deutlich hervor wie in den auf Fig. 69 und 70 abgebildeten Fällen, aber wenn sich eine oder ein paar Deckzellen gebildet haben, kann niemals eine Verwechslung zwischen einer Archesporzelle und einer sterilen Nuzelluszelle in Frage kommen.

Folgende *Tiliaceen* sind dadurch ausgezeichnet, dass sie eine einzige Archesporzelle besitzen, die später zur Embryosackmutterzelle wird: *Tilia cordata*, *Entelea palmata* und *Sparrmannia africana*. Vermutlich gehören auch *Tilia platyphyllos* und *T. vulgaris* hierher.

Bei *Corchorus trilocularis* kommen dagegen immer einige Embryosackmutterzellen in jeder Samenanlage vor. Bei *Tilia tomentosa* finden sich wenigstens in einer, oft in zwei, bisweilen in drei oder mehr (wahrscheinlich gewöhnlich in 20 %) der Samenanlagen eines Fruchtknotens zwei Embryosackmutterzellen. Dass die *Tiliaceen* zu den Familien gehören, »où une majorité de cellules sporogènes se forment dans le nucelle», ist nach Warming (1913 S. 7) aus der Literatur bekannt. In den Arbeiten, auf die er verweist (Coulter u. Chamberlain 1903 S. 59 f., Guérin 1904 S. 32, Vermoesen 1911 S. 133), habe ich vergebens nach einer Angabe über das Archespor der *Tiliaceen* gesucht.

Fig. 71 zeigt eine Samenanlage von *Entelea palmata*, in der die Archesporzelle eine Deckzelle abgetrennt hat. In Fig. 72 teilt sich die Deckzelle bei *Entelea palmata* periklin, wodurch zwei Deckzellen gebildet werden (Fig. 73). Wie aus Fig. 74 hervorgeht, kann bei *Entelea palmata* früh eine antikline Teilung in einer Deckzelle vorkommen. Epidermiszellen im Nuzellus können sich periklin teilen, was ich bei *Tilia platyphyllos*, *T. cordata*, *Entelea palmata* und *Sparrmannia africana* beobachtet habe. In Fig. 75 finden wir, dass die Archesporzelle bei *Entelea palmata* zur Embryosackmutterzelle geworden ist. Wenn sich der Kern der Embryosackmutterzelle bei dieser in Synapsis befindet, welches Stadium lange dauert, pflegt die Embryosackmutterzelle von drei Zellschichten bedeckt zu sein, und

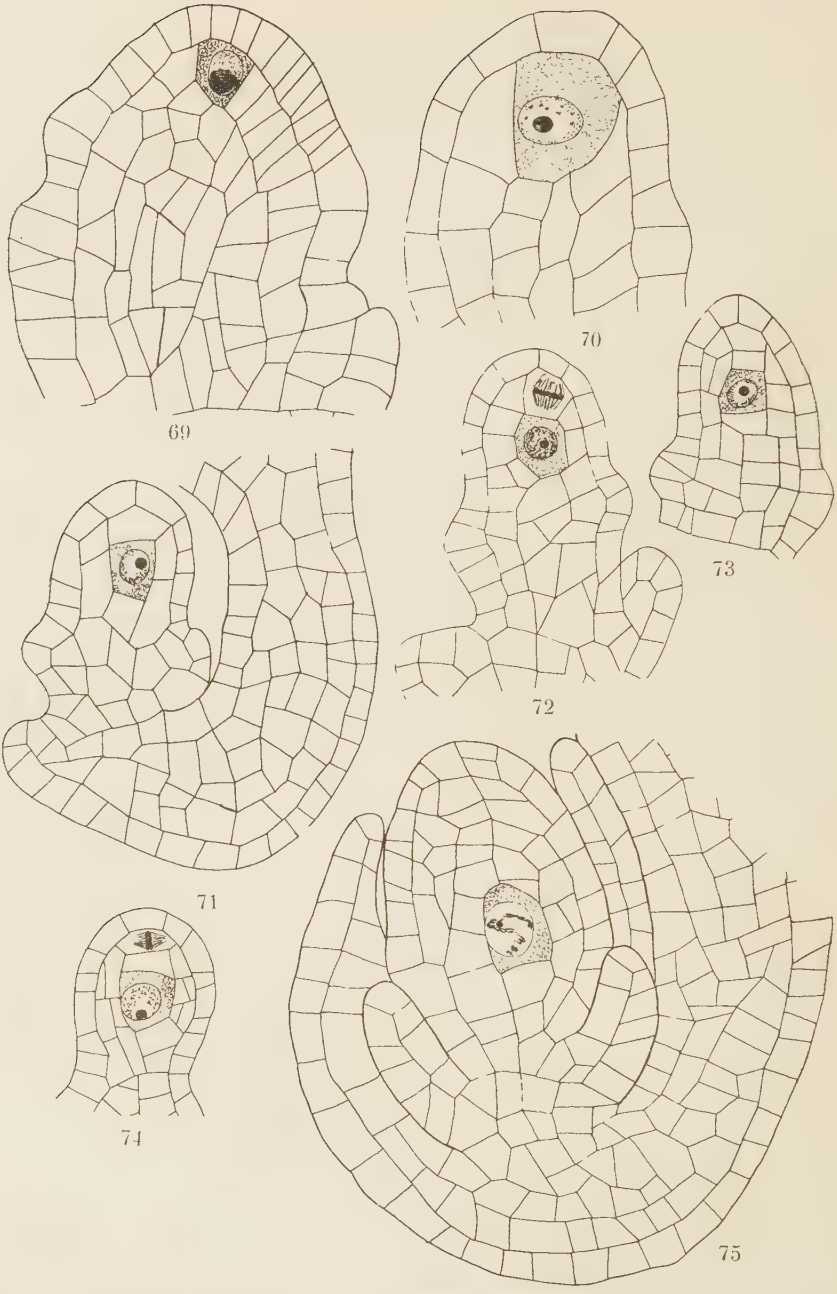


Fig. 69. *Tilia platyphyllos*. Subepidermale Archesporzelle. Vergr. 770: 1. Fig. 70. *Sparrmannia africana*. Subepidermale Archesporzelle Vergr. 600: 1. Fig. 71. *Entelea palmata*. Eine Deckzelle oberhalb der Archesporzelle. Vergr. 770: 1. Fig. 72. *Entelea palmata*. Perikline Teilung in der Deckzelle oberhalb der Archesporzelle. Vergr. 770: 1. Fig. 73. *Entelea palmata*. Zwei Deckzellen oberhalb der Archesporzelle. Vergr. 770: 1. Fig. 74. *Entelea palmata*. Antikline Teilung in einer Deckzelle oberhalb der Archesporzelle. Vergr. 770: 1. Fig. 75. *Entelea palmata*. E. M. Z. Vergr. 770: 1.

oberhalb der Embryosackmutterzelle, die eine heterotypische Spindel enthält (Fig. 76), liegen gewöhnlich 4—5 Deckzellen. *Sparrmannia africana* hat ungefähr fünf Deckzellen oberhalb der Embryosackmutterzelle, wenn sich deren Kern in Diakinese befindet. Wenn der Kern der Embryosackmutterzelle bei *Tilia cordata* Spirem- oder Diakinesestadien erreicht hat, sind gewöhnlich sechs Deckzellen vorhanden. Bei *Tilia platyphyllos* sah ich oft eine einzige Embryosackmutterzelle mit dem Kern in Synapsis, von ungefähr vier Deckzellen bedeckt.

Die Tetradenteilung bei *Tiliaceen* mit typisch einer Archesporzelle bietet nichts Bemerkenswertes. In der Diakinese enthält der Kern bei *Sparrmannia africana* und *Tilia cordata* eine sehr grosse Anzahl kleiner Gemini. Die Chromosomen aller von mir untersuchten *Tiliaceen* sind sehr klein, nur *Entelea palmata* bildet eine Ausnahme. Fig. 76 und 77, welche die heterotypische Teilung in der Samenanlage bei *Entelea palmata* und *Tilia cordata* zeigen, geben eine Vorstellung von der Grösse der Chromosomen. Die heterotypische Spindel liegt in der Längsrichtung der Samenanlage. Auf Fig. 78 und 80 sieht man die zwei Zellen, die als Resultat der heterotypischen Teilung bei *Entelea palmata* und *Tilia cordata* entstehen. In Fig. 78 befinden sich die beiden Dyadenkerne in einem Prophasestadium der homotypischen Teilung mit gespaltenen Chromosomen, so dass das Kernstadium gleich der Diakinese ist. Derartige Stadien haben sich als geeignet für Chromosombestimmung bei *Entelea palmata* erwiesen. Wie aus Fig. 79 a und b hervorgeht — die letztere Figur zeigt den Kern einer Dyadenzelle in zwei aufeinander folgenden Schnitten — ist die haploide Chromosomenzahl bei *Entelea palmata* 8, welche Zahl ich auch bei Zählungen in Reduktionsteilungsstadien in den Staubblättern erhielt. Auf Fig. 81 sieht man die homotypische Teilung bei *Tilia cordata*. Die homotypischen Spindeln liegen in der Längsrichtung der Samenanlage, und ich glaube, dass dies bei *Tilia cordata* die Regel ist, denn die Tetrade, die in einer grossen Anzahl von Fällen beobachtet wurde, besteht immer aus vier in einer Längsreihe liegenden Zellen (Fig. 82). Bei *Sparrmannia africana* scheint dagegen die Regel zu sein, dass die homotypischen Spindeln so orientiert sind, dass eine T-Tetrade gebildet wird (Fig. 83). Ausnahmsweise kann bei *Sparrmannia africana* die Teilung in der unteren Dyadenzelle so spät stattfinden, dass die obere Dyadenzelle schon degeneriert ist (Fig. 84). Dasselbe fand Stolt (1921 S. 10) in einem Fall bei *Erythraea Centaurium*. Fig. 85 zeigt die homotypische Teilung bei *Entelea palmata*. Die beiden Spindeln befinden sich in

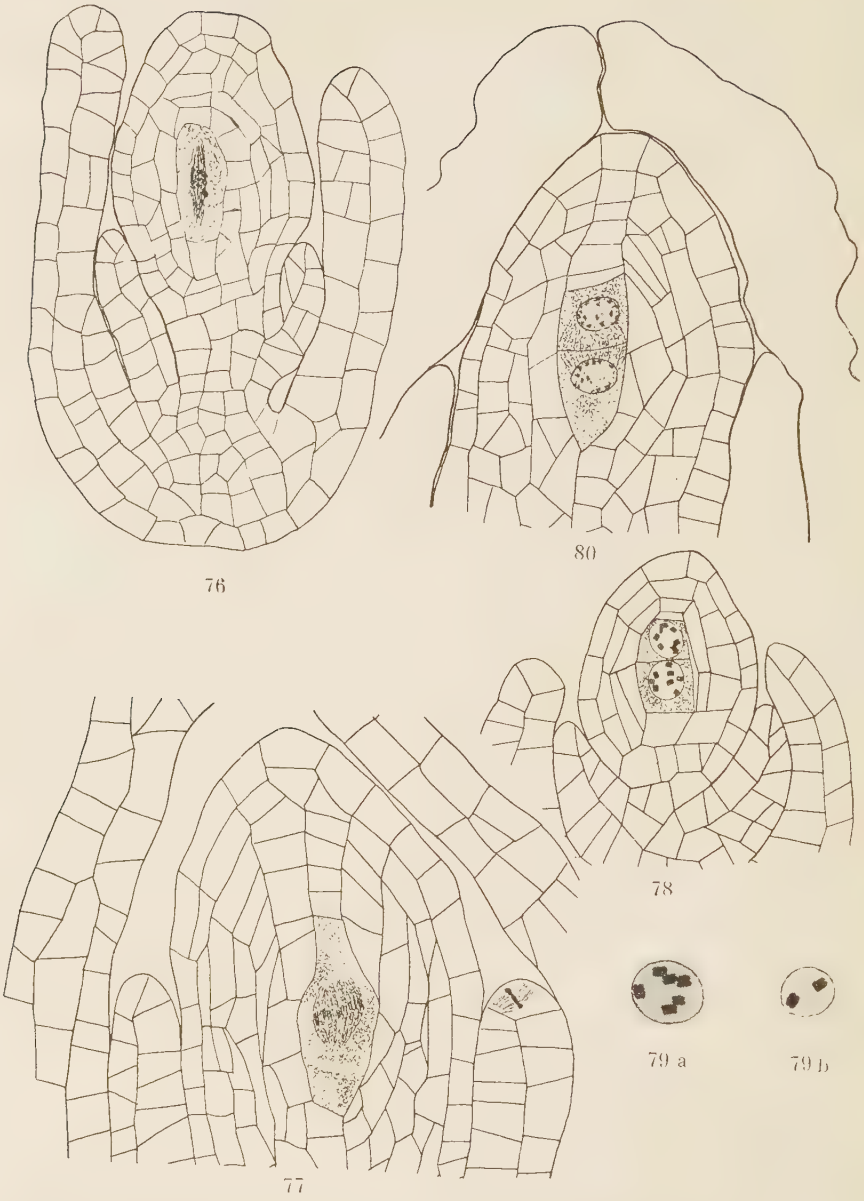
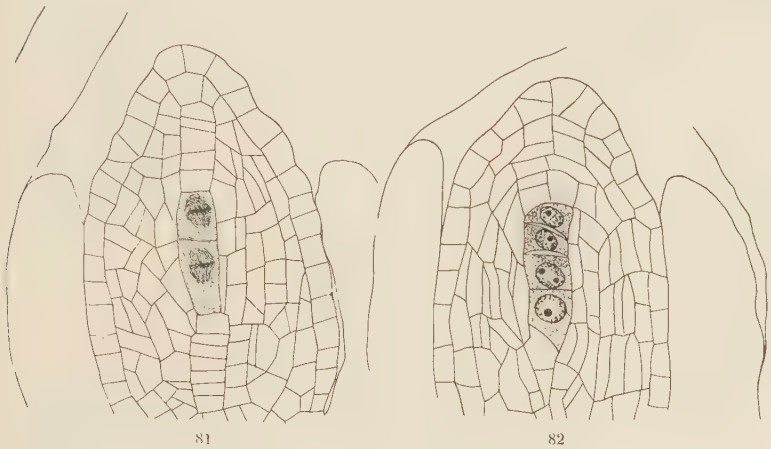


Fig. 76. *Entelea palmata*. Heterotypische Teilung in der E. M. Z. Fig. 77. *Tilia cordata*. Kern der E. M. Z. in heterotypischer Teilung. Fig. 78. *Entelea palmata*. Die zwei nach der heterotypischen Teilung entstandenen Zellen. Fig. 79 a, b. *Entelea palmata*. Kern einer Dyadenzelle in zwei konsekutiven Schnitten. Auf Fig. 79 a sind sechs und auf Fig. 79 b zwei der acht längsgespaltenen Chromosomen sichtbar. Fig. 80. *Tilia cordata*. Die zwei nach der heterotypischen Teilung entstandenen Zellen. Fig. 76—78 und 80. Vergr. 770: 1. Fig. 79. Vergr. 1150: 1.

später Anaphase, und Zellplatten sind ausdifferenziert. Die Spindel in der unteren Dyadenzelle liegt entweder in der Längsrichtung der Samenanlage oder wie in Fig. 85 und 86 schräg. In der oberen Dyadenzelle scheint die Spindel immer eine mehr oder weniger schräge Lage einzunehmen. Mitunter geht die Teilung in der chalazalen Dyadenzelle etwas rascher als in der oberen vor sich. Fig. 86 zeigt einen solchen Fall, wo die untere Dyadenzelle eine schräg orientierte Spindel in Anaphase enthält, während der Kern der oberen Dyadenzelle acht längsgespaltene Chromosomen besitzt. Auf Fig. 87 sieht man eine T-Tetrade von *Entelea palmata*. Die Lage der Megasporen



81 82

Fig. 81. *Tilia cordata*. Homotypische Teilung. Fig. 82. *Tilia cordata*. Tetrade. Fig. 81 und 82. Vergr. 575: 1.

bei *Entelea palmata* auf Fig. 88 findet ihre Erklärung in der schrägen Orientierung, welche die Spindel in der chalazalen Dyadenzelle nicht selten einnimmt.

Die unterste der vier Megasporen, die als Resultat der Tetradenteilung entstehen, konstituiert später den Embryosack. Die drei oberen, die immer einkernig sind, degenerieren. Bei *Entelea palmata* kann dadurch, dass die Spindel der unteren Dyadenzelle eine sehr schräge Lage hat, eine Tetrade gebildet werden, wo die beiden unteren Megasporen nahezu nebeneinander liegen, und es ist dann ganz natürlich, dass die Degeneration zuerst die zwei oberen Megasporen trifft (Fig. 88). Aber auch in gewöhnlichen T-Tetraden fand ich bei *Sparrmannia africana* zuweilen, dass die zwei oberen Megasporen zuerst degenerieren (Fig. 89). Die Regel ist jedoch, dass die drei oberen Tetradenzellen gleichzeitig degenerieren (Fig. 90).

Ehe ich zur Behandlung der *Tiliaceen* übergehe, bei denen immer mehr als eine Embryosackmutterzelle in wenigstens einer oder einigen Samenanlagen eines Fruchtknotens vorkommen, will ich in Kürze einige Abweichungen erwähnen, die ich vereinzelt bei *Entelea palmata* und *Sparrmannia africana* gefunden habe. Fig. 91 zeigt eine junge Samenanlage von *Entelea palmata*, in der zwei Archesporzellen, von einer Deckzelle bedeckt, nebeneinander liegen. Fig. 92 stellt auch eine Samenanlage derselben Pflanze dar, die zwei übereinanderlie-

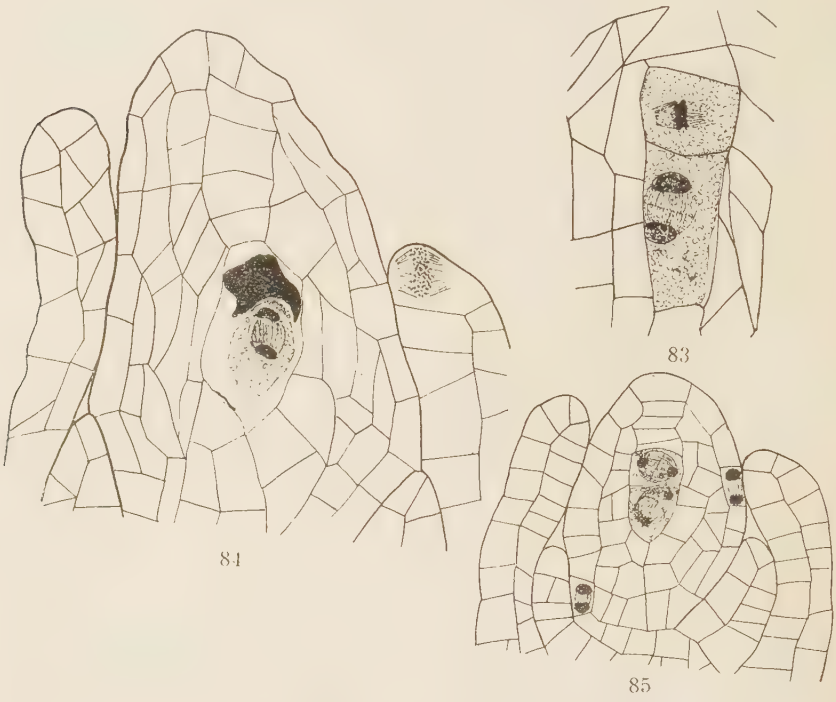


Fig. 83 und 84. *Sparrmannia africana*. Homotypische Teilung. Fig. 85. *Entelea palmata*. Homotypische Teilung. Fig. 83—85. Vergr. 770: 1.

gende Embryosackmutterzellen enthält. Die Samenanlage von *Sparrmannia africana*, von der Fig. 93 einen Teil zeigt, enthielt gleichfalls zwei Embryosackmutterzellen, von denen die untere homotypische Teilung durchmacht. Der Kern der oberen Embryosackmutterzelle befindet sich in einem Metaphasestadium der heterotypischen Teilung. Die heterotypische Spindel liegt in der Längsrichtung der Samenanlage. Die homotypischen Spindeln nehmen eine sehr schräge Lage ein, so dass das abgebildete Stadium von der Tetradenteilung der unteren Embryosackmutterzelle eine ziemlich

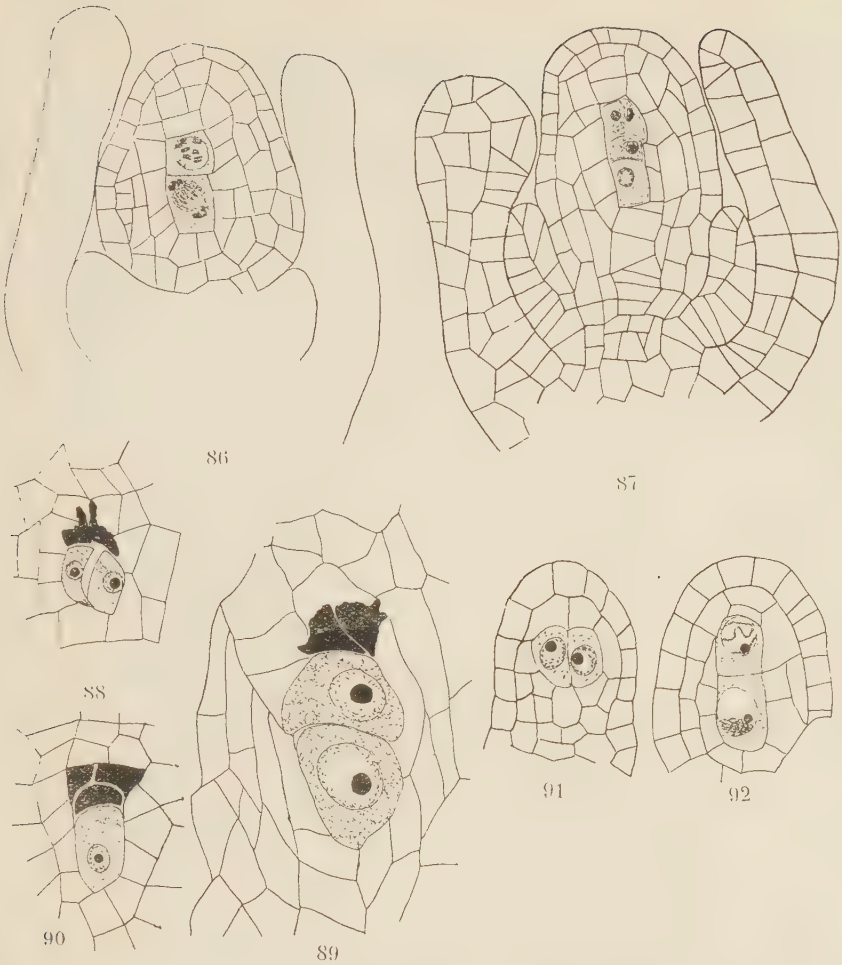


Fig. 86. *Entelea palmata.* In der unteren Dyadenzelle eine schräg orientierte Spindel. Der Kern der oberen Dyadenzelle enthält acht längsgespaltene Chromosomen. Vergr. 600: 1. Fig. 87. *Entelea palmata.* Tetrade. Vergr. 600: 1. Fig. 88. *Entelea palmata.* Tetrade, in der die zwei oberen Megasporen degeneriert sind. Vergr. 770: 1. Fig. 89. *Sparrmannia africana.* Von den vier Zellen der Tetrade sind die zwei mikropylar gelegenen degeneriert. Vergr. 600: 1. Fig. 90. *Entelea palmata.* Einkerniger Embryosack. Vergr. 860: 1. Fig. 91. *Entelea palmata.* Zwei Archesporzellen. Vergr. 770: 1. Fig. 92. *Entelea palmata.* Zwei E. M. Z. Vergr. 600: 1.

grosse Ähnlichkeit mit dem entsprechenden Stadium bei der sukzessiven Pollenbildung bekommt. Fig. 94 zeigt einen einkernigen Embryosack von *Sparrmannia africana* mit den drei oberhalb liegenden, degenerierten Megasporen, aber neben dem einkernigen Embryosack liegt ausserdem eine Archesporzelle. Ich will nochmals darauf hinweisen, dass die behandelten Fälle, in denen wir bei *Entelea palmata*

und *Sparrmannia africana* zwei Archespor- oder Embryosackmutterzellen oder ihre Derivate in einer Samenanlage angetroffen haben, reine Ausnahmefälle sind. Bei jeder Pflanze, die normalerweise eine einzige Archesporzelle in der Samenanlage besitzt, würde man wohl vereinzelt zwei finden, wenn man nur eine hinreichend grosse Anzahl Samenanlagen untersuchte.

Bei *Corchorus trilocularis* findet sich immer mehr als eine Embryosackmutterzelle in jeder Samenanlage. Gewöhnlich sind es zwei, die neben- oder schräg zueinander liegen. In den crassinuzellaten Samenanlagen kommen vor der heterotypischen Teilung nur einige wenige (zwei bis drei) Deckzellen vor. Oft findet man Bilder, wo der Kern einer Embryosackmutterzelle in der Samenanlage heterotypische Teilung durchmacht und der einer angrenzenden Embryosackmutterzelle sich in einem Prophasestadium befindet. Es ist wahrscheinlich, dass beide Embryosackmutterzellen in einer Samenanlage, wenigstens bisweilen, eine normale Tetradenteilung durchmachen. Nur ein einziger Embryosack kommt indes zu voller Ausbildung, und dieser entwickelt sich aus der chalazalen der vier Megasporen einer Tetrade.

Bei *Tilia tomentosa* findet man, wie oben bemerkt, zwei Embryosackmutterzellen in ungefähr 20 % der Samenanlagen eines Fruchtknotens. Die Embryosackmutterzellen liegen gewöhnlich neben- oder schräg zueinander. Fig. 95 von *Tilia tomentosa* zeigt zwei Embryosackmutterzellen im Nuzellus. In den crassinuzellaten Samenanlagen befinden sich bei dieser ca. vier bis fünf Deckzellen oberhalb einer Embryosackmutterzelle, die eine heterotypische Spindel enthält. Es ist sehr gewöhnlich, dass beide Embryosackmutterzellen in einer Samenanlage bei *Tilia tomentosa* Tetradenteilung erfahren. Fig. 96 zeigt einen Fall, wo sich der Kern der einen Embryosackmutterzelle in Prophase befindet, der der anderen in einem Metaphasestadium der heterotypischen Teilung. Die Tetradenteilung verläuft in gewöhnlicher Weise, und als Resultat derselben werden vier Megasporen gebildet. Die drei oberen Tetradenzellen degenerieren. Fig. 97 zeigt zwei einkernige Embryosäcke, von denen der, welcher der Mikropyle am nächsten liegt, der grössere ist. Nur der eine der zwei einkernigen Embryosäcke entwickelt sich weiter zum fertigen Embryosack. Wenn in einer Samenanlage von *Tilia tomentosa* zwei einkernige Embryosäcke eine solche Lage zueinander einnehmen wie in Fig. 97, fand ich es am gewöhnlichsten, dass der der Mikropyle zunächst gelegene sich weiterentwickelt.

Fig. 93. *Sparrmannia africana.* Oberhalb der Dyade sieht man in der Samenanlage eine E. M. Z. mit dem Kern in einem Metaphasestadium der heterotypischen Teilung. Vergr. 600: 1. Fig. 94. *Sparrmannia africana.* Einkerniger Embryosack und daneben eine Archesporzelle. Vergr. 250: 1. Fig. 95. *Tilia tomentosa.* Zwei E. M. Z. Vergr. 600: 1. Fig. 96. *Tilia tomentosa.* Der Kern in der einen der beiden E. M. Z. in Prophase, in der anderen in einem Metaphasestadium der heterotypischen Teilung. Vergr. 600: 1. Fig. 97. *Tilia tomentosa.* Zwei einkernige Embryosäcke. Vergr. 600: 1.

Die Entwicklung vom einkernigen zum fertigen Embryosack.

Für die Familie *Tiliaceae* scheint eine normale Tetradenteilung charakteristisch zu sein. Die chalazale der vier Megasporen entwickelt sich zum Embryosack, während die anderen degenerieren. Die definitive Makrospore wird in gewöhnlicher Weise durch drei aufeinander folgende Teilungen achtkernig. Die *Tiliaceen* entwickeln sich also nach dem Normaltyp. Fig. 98 zeigt einen zweikernigen Embryosack

von *Entelea palmata*. Zwischen den beiden Kernen befindet sich eine Vakuole. Fig. 99 stellt die zweite Teilung im Embryosack bei *Sparrmannia africana* dar. Bei dieser ist der Sack plasmareich, mit zahlreichen stark gefärbten Körnern. Die Spindeln stehen transversal. In dem vierkernigen Embryosack bei sowohl *Sparrmannia africana* als *Entelea palmata* (Fig. 100), *Corchorus trilocularis* und *Tilia* liegen die beiden Kerne in dem chalazalen wie auch in dem mikropylaren Ende des Embryosackes nebeneinander oder ein wenig schräg zueinander, und zwischen den beiden Kernpaaren befindet sich gewöhnlich eine Vakuole. Die dritte Teilung im Embryosack nahm ich einigemal bei *Sparrmannia africana* wahr (Fig. 101). Die obere der zwei Spindeln in letztgenannter Figur, die in der Längsrichtung des Embryosackes liegen, dürfte den Kern der Eizelle und den einen Polkern bilden, die untere dürfte den anderen Polkern und einen Antipodenkern liefern. Von den beiden übrigen Spindeln, die transversal stehen, bildet die obere wahrscheinlich die beiden Synergidenkerne, die untere zwei Antipodenkerne. Fig. 102 zeigt einen achtkernigen Embryosack von *Entelea palmata* in einem Stadium, wo Zellbildung sowohl im mikropylaren als im chalazalen Teil beginnt. Die Polkerne sind noch weit voneinander entfernt, aber in einem etwas älteren Embryosack derselben Pflanze (Fig. 103) haben sie einander erreicht und liegen dicht aneinander. Die Synergiden und die Eizelle sind schon gebildet, aber im chalazalen Ende sind erst zwei Antipodenzellen entwickelt. Bald entstehen jedoch bei *Entelea palmata* drei Antipodenzellen (Fig. 104), welche einkernig sind. Auch der Embryosack von *Tilia cordata*, *T. tomentosa* und *Sparrmannia africana* besitzt drei einkernige Antipodenzellen.

Der befruchtungsreife Embryosack (Fig. 105) hat kräftig an Grösse zugenommen. Der Eiapparat ist von gewöhnlicher Beschaffenheit. Die Synergiden sind etwas gegen die Mikropyle zugespitzt und mit einer Vakuole in dem basalen, etwas erweiterten Teil versehen. Gleich oberhalb dieser liegt der Kern in Plasma eingebettet. Ein sog. Fadenapparat kommt nicht vor. Die Eizelle ist birnenförmig und dringt in der Regel etwas tiefer in den Embryosack ein als die Synergiden. In dem unteren Ende der Eizelle liegt der Kern von Plasma umgeben. Das Innere der Zelle wird wenigstens im allgemeinen von einer Vakuole eingenommen. Die beiden Polkerne, die wahrscheinlich bei oder unmittelbar nach der Befruchtung verschmelzen, liegen in dem befruchtungsreifen Embryosack dicht aneinander in der Nähe des Eiapparates. Von den ephemären Antipoden findet

Fig. 98. *Entelea palmata.* Zweikerniger Embryosack. Fig. 99. *Sparrmannia africana.* Die zweite Teilung im Embryosack. Fig. 100. *Entelea palmata.* Vierkerniger Embryosack. Fig. 98—100. Vergr. 770: 1. Fig. 101. *Sparrmannia africana.* Die dritte Teilung im Embryosack. Vergr. 440: 1. Fig. 102, 103, 104. *Entelea palmata.* Verschiedene Entwicklungsstadien achtkerniger Embryosäcke. Fig. 102 und 103. Vergr. 770: 1. Fig. 104. Vergr. 600: 1. Fig. 105. *Sparrmannia africana.* Befruchtungsreifer Embryosack. Vergr. 330: 1. Fig. 106. *Tilia platyphyllos.* Der chalazale Teil eines Embryosackes mit darunter liegendem Gewebe. Vergr. 330: 1. Fig. 107. *Tilia platyphyllos.* Übersichtsbild einer älteren Samenanlage. Vergr. 30: 1.

man in dem befruchtungsreifen Sack entweder gar keine Spuren oder auch (Fig. 105) kleine degenerierte Reste im unteren Teil des Sackes. Der Embryosack ist sehr plasmaarm. Er ist bei allen untersuchten *Tiliaceen* im unteren Teile stets mit einer kleinen Ausbuchtung nach

der Chalaza hinab versehen (Fig. 108, 109). Der kleine Blindsack ist auch in Säcken mit ziemlich weit vorgeschrittenen Endospermstadien sichtbar (Fig. 110 a, 111, 112).

Charakteristisch für die fertigen Embryosäcke aller untersuchten *Tiliaceen* ist das Vorkommen von Stärkekörnern, die besonders um die beiden Polkerne angesammelt sind. Insbesondere bei *Tilia* und *Sparrmannia* (Fig. 105) ist der Reichtum an Stärke gross. Bei *Corchorus trilocularis* beginnen die Stärkekörner schon in vierkernigen Embryosäcken, bei *Entelea palmata* erst in achtkernigen aufzutreten (Fig. 103). Bei der letztgenannten ist die Stärkemenge nicht so gross wie bei *Corchorus trilocularis* und viel geringer als bei *Tilia* und *Sparrmannia*, ja, kann bisweilen ganz fehlen.

Ph. van Tieghem (1901) nennt, wie bekannt, ein unter der Basis des Embryosackes gelegenes Gewebe, dessen Zellen mit verholzten Wänden versehen sind, eine Hypostase. Dieses Gewebe dürfte dem Wachstum des Embryosackes in der Richtung nach der Chalaza hinab einen gewissen Widerstand leisten. Bei vielen *Ranunculaceen* haben mehrere Forscher — besonders Huss (1906) — ein Gewebe studiert, das an die Hypostase erinnert und Postament genannt wird. Bei der *Gentianacee Halenia elliptica* fand Stolt (1921) ein Gewebe, das er als ein Postament bezeichnen will. Bei Pflanzen mit Postament frisst sich der Embryosack um dasselbe herab, und das Postament bleibt als eine mehr oder weniger halbkugelförmige Einbuchtung im chalazalen Teil des Embryosackes bestehen. Die Zellwände im Postamentgewebe können entweder verholzt, wie bei *Ranunculaceen* (Huss 1906), oder nicht verholzt, wie bei *Halenia elliptica* (Stolt 1921) sein. Unterhalb des Embryosackes von *Tilia platyphyllos* findet sich ein Gewebe von kleinen Zellen, die ziemlich intensiv von Lichtgrün gefärbt werden. Die Zellwände sind mehr oder weniger lichtbrechend. Mit Phloroglucin erhält man keine Holzreaktion. Ich glaube, dass das Gewebe als ein Postament bezeichnet werden kann, das die grösste Ähnlichkeit mit dem bei *Halenia elliptica* aufweist. In Säcken mit jüngeren und älteren Endospermen sieht man, wie sich der Embryosack um das Postament herabfrisst (Fig. 106). In älteren Samenanlagen sind seine Zellen leer und zusammengedrückt, und das Postament wölbt sich schwach in den chalazalen Teil des Embryosackes hinein. Ich konnte keine Zellbildung im Postament beobachten, ebensowenig Stolt (1921) bei *Halenia elliptica*.

Die Integumente.

Die *Tiliaceen* sind bitegmisch. Wenn die subepidermale Archesporzelle in der Samenanlage bei *Tilia platyphyllos* (Fig. 69) und *Entelea palmata* wahrnehmbar ist, treten die Integumente als kleine Ausbuchtungen hervor, während dagegen bei *Sparrmannia africana* zu diesem Zeitpunkt kaum eine Andeutung von Integumenten bemerkt werden kann (Fig. 70). Das äussere und innere Integument werden ungefähr gleichzeitig angelegt. Bei *Tilia* tritt jedoch das äussere auf der Funikularseite erst etwas später auf. Wenn bei *Tilia platyphyllos* einige Deckzellen oberhalb der Archesporzelle vorhanden sind, befinden sich die Integumente auf der der Raphe abgekehrten Seite der Samenanlage in gleicher Höhe miteinander (Fig. 64). In etwas späterem Stadium, wenn der Kern der Embryosackmutterzelle in Synapsis steht, ist bei *Tilia platyphyllos* das äussere Integument auf der der Raphe abgekehrten Seite an dem inneren vorbeigewachsen. Fig. 80 und 82 zeigen die Ausbildung der Integumente bei *Tilia cordata,* wenn die Samenanlage eine Dyade und eine Tetrade enthält. Von der Integumententwicklung bei *Entelea palmata* und *Sparrmannia africana* zeigen Fig. 71, 75, 76, 86, 87 und 94 einige Stadien.

Wenn sich der Embryosack von *Tilia platyphyllos* im Zweikernstadium befindet, ist die Mikropyle geschlossen. Wie bei vielen *Malvaceen* liegt jedoch der Teil der Mikropyle, der von dem inneren Integument gebildet wird, nicht in gerader Fortsetzung des Teiles, der von dem äusseren umgeben ist (Fig. 107). Das äussere Integument auf der der Raphe abgekehrten Seite der Samenanlage wächst nämlich an der Nuzellusspitze vorbei. Auf der Funikularseite ist es nur in Form einer mehr oder weniger weit vorspringenden Kante ausgebildet (Fig. 107). Der Pollenschlauch muss also bei *Tilia platyphyllos* zuerst durch einen äusseren Mikropyleabschnitt hindurchwachsen und dann ein mehr oder weniger langes Stück zwischen dem äusseren und inneren Integument hinkriechen, bis er den inneren Mikropyleabschnitt erreicht, der gerade oberhalb der Nuzellusspitze liegt. Bei einer von Brandza (1891 Taf. 8 Fig. 7) abgebildeten Samenanlage von *Tilia platyphyllos* liegt die Mikropyle des äusseren und inneren Integumentes in gerader Linie, was, wie aus dem Vorigen hervorgeht, nicht richtig ist. Die Spitze des äusseren Integumentes, die an dem Nuzellusgipfel vorbeigewachsen ist, ist sehr kräftig entwickelt und viele Zellschichten dick. Im übrigen besteht das äussere Integument auf der der Raphe abgekehrten Seite der Samenanlage

bei *Tilia platyphyllos* aus nur drei bis vier Zellschichten, von denen einige zusammengedrückt sein können.

Bei *Entelea palmata* haben die Ränder des äusseren Integumentes einander erreicht, wenn der Embryosack zwei- oder vierkernig ist, aber das innere ist dann noch nicht in gleiche Höhe mit der Nuzellusspitze gekommen. Auch in den Fällen, wo der Pollenschlauch die eine Synergide zerstört hat, sind die Ränder des inneren Integumentes bei *Entelea palmata* ziemlich weit getrennt und erreichen einander erst später, wenn das Endosperm vierkernig ist. In Samenanlagen, die befruchtungsreife Embryosäcke enthalten, ist sowohl das äussere als das innere Integument ungefähr drei Zellschichten dick, ausgenommen die Spitze, die aus noch mehr Zellschichten aufgebaut ist.

Bei *Sparrmannia africana* und *Corchorus trilocularis* sind die Integumentverhältnisse der fertigen Samenanlage ebenso wie bei *Entelea palmata*.

Das Leitgewebe, die Befruchtung, das Endosperm und der Embryo.

Schon bei Anwendung schwacher Vergrösserung findet man, dass die oberen und inneren Flächen der kleinen Narbenlappen bei *Tilia* uneben sind und grössere und kleinere Vertiefungen aufweisen. Die Epidermiszellen der Narbenlappen sind fast isodiametrisch und nicht als Narbenpapillen entwickelt. Bei *Entelea palmata* und *Sparrmannia africana* sind die Aussenwände der Epidermiszellen der Narbenlappen allerdings schwach nach aussen gebogen, aber man kann auch bei ihnen kaum von Narbenpapillen sprechen. Auf der Narbe findet man bei *Tilia*, besonders in den Vertiefungen, zahlreiche Pollenkörner, die vor allem durch von den Epidermiszellen abgesonderte klebrige Stoffe festgehalten werden. Von einer der drei Poren des Pollenkorns wächst der Pollenschlauch aus, der die Epidermis der Narbenoberfläche durchdringt und endotrop durch den Griffel wächst. Ich konnte allerdings den Weg der Pollenschläuche nicht durch den ganzen Griffel verfolgen, aber der Griffelkanal ist bei *Tilia* sehr schmal und ohne Bedeutung für das Vordringen der Pollenschläuche. Die im Griffel von *Tilia* überaus zahlreichen Schleimschläuche erschweren, wie oben bemerkt, in hohem Grade Beobachtungen über den Weg der Pollenschläuche. Der Griffelkanal ist bei *Sparrmannia africana* breit, bei *Entelea palmata* schmaler, aber deut-

lich. Nach Schumann, der die Familie *Tiliaceae* in Engler-Prantl (1895) bearbeitet hat, »stellt der Griffel in den meisten Arten einen soliden Körper ohne Canal dar, nur bei *Apeiba* hat er die Form eines gezähnelten Sprachrohres; aber auch hier nehmen die Pollenschläuche ihren Weg in dem leitenden Gewebe des Röhrenmantels». Bei *Sparrmannia africana* und *Entelea palmata* sind die Zellen im Griffel ausserhalb des Griffelkanals langgestreckt und parenchymatisch, aber leider fehlt es mir an Material, um mich mit Sicherheit über den Weg der Pollenschläuche bei diesen Gattungen äussern zu können. *Sparrmannia africana* setzt im hiesigen botanischen Garten keine Frucht an, und von *Entelea palmata* enthalten meine Schnittserien durch den Griffel keine Pollenschläuche. Dies ist sehr bedauerlich, da die Beobachtungen bei *Sparrmannia* und *Entelea* nicht durch Schleimschläuche erschwert werden würden. Wettstein (1911 S. 603) hebt — unter anderem auf Grund von Brunnthalers Untersuchungen — den endotropen Pollenschlauchverlauf für *Columniferae* hervor. In der Mikropyle und dem Nuzellus sah ich Pollenschläuche bei *Entelea palmata*, *Tilia platyphyllos*, *T. cordata* und *T. tomentosa*.

Der fertige Embryosack ist stets durch eine Anzahl Zellschichten von der Nuzellusepidermis getrennt: bei *Tilia platyphyllos* und *T. cordata* durch ungefähr fünf, bei *Entelea palmata* durch ein bis zwei und bei *Sparrmannia africana* durch ca. drei. Der Pollenschlauch muss also einige Zellschichten des Nuzellus durchdringen, ehe er zu dem Embryosack gelangt, dessen eine Synergide er wie gewöhnlich zerstört. Doppelbefruchtung oder Spermakerne wurden nicht beobachtet. Besonders *Tilia*-Arten, deren befruchtungsreife Embryosäcke oft fast mit Stärkekörnern vollgepfropft sind, bieten keine geeigneten Objekte für das Studium von Spermakernen im Embryosack. Es ist jedoch höchst wahrscheinlich, dass eine Doppelbefruchtung vorkommt. Fig. 108 zeigt einen Embryosack von *Entelea palmata*, in dem die Befruchtung vermutlich schon stattgefunden hat. Im Embryosack ist die eine Synergide durch den Pollenschlauch zerstört und der primäre Endospermkern gebildet. Der letztere, der im unteren Teil des Sackes liegt, befindet sich in einem Prophasestadium. Angaben über Endosperm und Embryo kann ich nur für *Tilia, Entelea* und *Corchorus* machen. Der primäre Endospermkern teilt sich bei allen — *Tilia*, *Entelea* und *Corchorus* — vor der befruchteten Eizelle. Sie haben alle nukleares Endosperm. Auf Fig. 109 ist die Teilung des Zentralkerns bei *Tilia cordata* sichtbar. Die Spindel liegt, von zahlreichen Stärkekörnern umgeben, in der Nähe des Eiapparates unge-

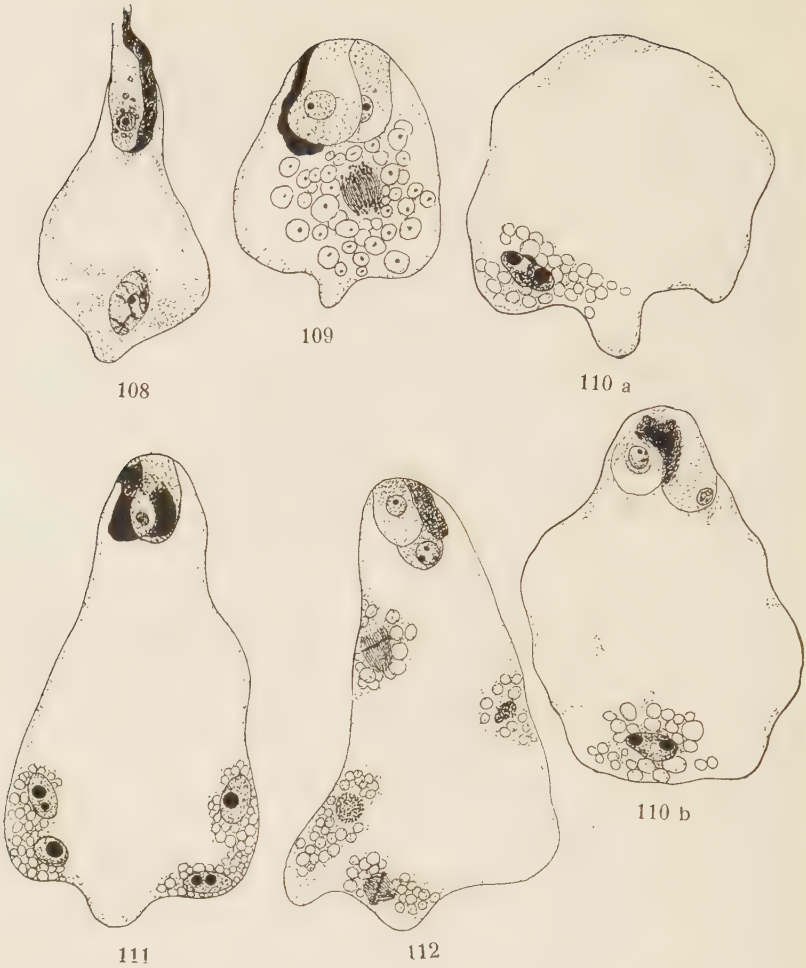


Fig. 108. *Entelea palmata.* Wahrscheinlich befruchteter Embryosack. Vergr. 450: 1. Fig. 109. *Tilia cordata.* Embryosack mit dem primären Endospermkern in Teilung. Vergr. 600: 1. Fig. 110 a, b. *Tilia platyphyllos.* Embryosack mit zweikernigem Endosperm. Vergr. 450: 1. Fig. 111. *Tilia platyphyllos.* Vierkerniges Endosperm. Vergr. 330: 1. Fig. 112. *Tilia platyphyllos.* Die vier zuerst gebildeten Endospermkerne in Teilung im Embryosack. Vergr. 330: 1.

fähr an derselben Stelle, wo sich die beiden dicht aneinander liegenden Polkerne vor der Befruchtung befinden. Fig. 110 a und b zeigen ein zweikerniges und Fig. 111 ein vierkerniges Endospermstadium von *Tilia platyphyllos.* In dem Embryosack auf Fig. 111 sind beide Synergiden zerstört, und ich halte es nicht für unwahrscheinlich, dass es sich in diesem Ausnahmefall um zwei Pollenschläuche gehandelt hat, welche den Embryosack erreicht haben. Fig. 112 zeigt die vier

zuerst gebildeten Endospermkerne bei *Tilia platyphyllos* in Teilung. Die zweitunterste Spindel tritt als eine schöne Metaphasenplatte hervor, die eine approximative Schätzung der wahrscheinlich triploiden Chromosomenzahl auf mindestens 90—100 gestattet. Die haploide Chromosomenzahl bei *Tilia platyphyllos* muss also ziemlich hoch sein. Nach der Befruchtung findet man gewöhnlich bei *Entelea palmata* und *Corchorus trilocularis* keine Stärkekörner mehr, während sie bei *Tilia platyphyllos* deutlich hervortreten, wenigstens bis zu Säcken, welche acht Endospermkerne enthalten, aber auch bei dieser lösen sie sich später rasch auf. Wie aus Fig. 109—112 hervorgeht, sind die Stärkekörner bei *Tilia* um die Endospermkerne und die Spindeln lokalisiert. In der kleinen chalazalen, sackartigen Ausbuchtung finden sich keine Endospermkerne. Der Embryosack, der allmählich immer mehr an Grösse zunimmt, ist plasmaarm. Die geringe vorhandene Plasmamenge ist nach den Wänden des Sackes verlegt, und hier trifft man die freien Endospermkerne an, von denen eine sehr grosse Anzahl gebildet wird, ehe Zellbildung eintritt. Die Teilungen im Endosperm erfolgen anfangs simultan, in alten Samenanlagen aber ist dies nicht der Fall. Die Pollination geschieht bei *Tilia platyphyllos* in Uppsala gewöhnlich in der Mitte oder der zweiten Hälfte des Juli, und kurze Zeit nach der Pollination beginnt die Endospermbildung. Nicht nur im ganzen August, sondern auch während des grösseren Teiles des September findet man in ihren Embryosäcken freie Endospermkerne, und erst in der zweiten Hälfte des September oder Anfang Oktober beginnt Zellbildung im Endosperm einzutreten. Fig. 113 zeigt ein Bruchstück des Endosperms von einer Samenanlage, die in der zweiten Oktoberhälfte fixiert wurde. Wie aus der Figur hervorgeht, sind nicht alle Zellen des Endosperms einkernig, sondern ein Teil ist mehrkernig, und dies gilt besonders von vielen Zellen, die den inneren Rändern des Endospermgewebes zunächst liegen, welche an die leere Mittelpartie des Embryosackes grenzen.

Tilia platyphyllos gehört zu den Pflanzen, bei denen überaus viele Endospermkerne gebildet werden, ehe sich die Eizelle teilt. In der Regel finden sich mehrere hundert nukleare Endospermkerne in einem Sack, in dem die befruchtete Eizelle noch ungeteilt ist. Fig. 114 zeigt einen zweizelligen Embryo von *Tilia platyphyllos*. Die befruchtete Eizelle teilt sich zuerst durch eine Querwand. In Fig. 115 sieht man ein aus vielen Schnitten kombiniertes Bild eines vierzelligen Embryos. Es scheint nach Fig. 116, als ob in jeder der vier quadrantartig orientierten Zellen in Fig. 115 Teilung stattfinden könnte.

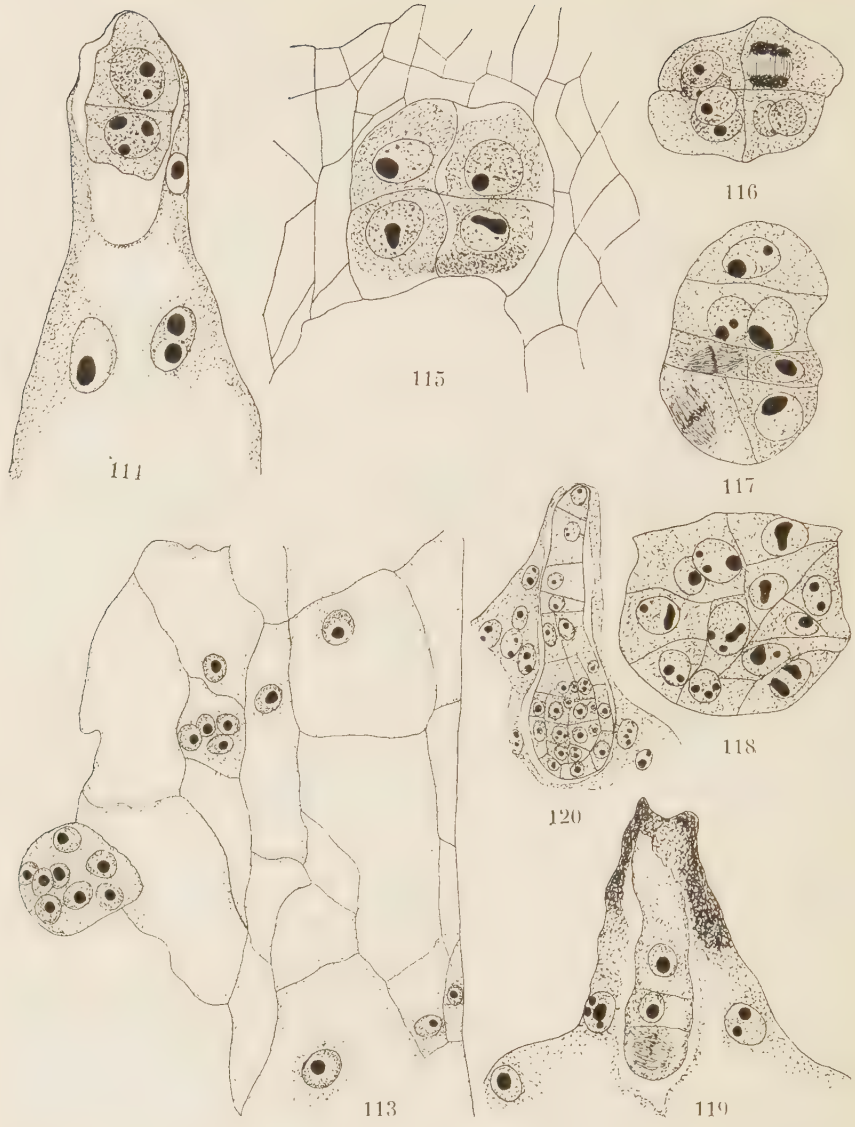


Fig. 113. *Tilia platyphyllos.* Teil eines Endosperms, in dem Zellbildung eingetreten ist. Vergr. 330: 1. Fig. 114—118. *Tilia platyphyllos.* Verschiedene Embryostadien. Fig. 119—120. *Entelea palmata.* Einige Stadien der Embryoentwicklung. Fig. 114—119. Vergr. 600: 1. Fig. 120. Vergr. 450: 1.

Nach anderen jungen Embryostadien zu urteilen, verlaufen die frühen Entwicklungsstadien des Embryos nicht immer so, wie Fig. 115 und 116 es darstellen, sondern eine unregelmässige Entwicklung scheint herrschend zu sein. Fig. 117 zeigt einen Schnitt durch einen etwas

älteren, ca. neunzelligen Embryo (zwei Zellen im unteren Teil sind nicht gezeichnet), und Fig. 118 ein bedeutend älteres Embryostadium. In dem dazugehörigen Embryosack hat noch keine Zellbildung im Endosperm begonnen. Wie aus Fig. 118 hervorgeht, ist der Embryo kurz und ohne deutlich abgesetzten Suspensor. Auch in späteren Embryostadien, wenn die zwei Cotyledonen deutlich hervortreten und Zellbildung im Endosperm stattgefunden hat, ist kaum ein Suspensor sichtbar. In gewissen Fällen sind allerdings langgestreckte Embryonen wahrzunehmen, aber es handelt sich da um Embryonen, die sich in mehr oder weniger stark degenerierten Samenanlagen befinden, in denen die langgestreckte Form des Embryos von der starken Zusammenpressung der Samenanlage herrührt.

Wie bekannt, enthält die Frucht bei *Tilia* in der Regel nur einen Samen (nur ausnahmsweise zwei oder drei). Aus meinen Schnittserien bei *Tilia platyphyllos* geht hervor, dass nicht nur in allen zehn Samenanlagen eines Fruchtknotens fertige Embryosäcke ausgebildet werden, sondern dass auch in der Regel alle oder so gut wie alle befruchtet werden und Endospermkerne entwickeln; in vielen Fällen ist die Entwicklung so weit fortgeschritten, dass vielzellige Embryonen in mehreren der Samenanlagen gebildet worden sind, so dass die Degeneration von neun Samenanlagen also ziemlich spät erfolgt. Als typisch für die Art kann folgende Schnittserie angeführt werden, welche die zehn Samenanlagen eines Fruchtknotens enthält.

Samenanlage.	Embryo.	Endosperm.
1.	Vielzelliger Embryo.	Zahlreiche freie Kerne.
2.	Zusammengepresste Samenanlage, zu baldiger völliger Degeneration verurteilt.	
3.	Gut entwickelter Embryo mit 7 Kernen.	Ziemlich wenig freie Kerne.
4.	Vielleicht nicht befruchteter Embryosack.	
5.	Vielzelliger Embryo.	Freie Kerne.
6.	Einzelliger Embryo.	Wenige gestreute Kerne.
	Anm. Der Embryosack in dieser Samenanlage ist deutlich in Degeneration begriffen.	
7.	Vielzelliger Embryo.	Zahlreiche freie Endospermkerne.
8.	Vielzelliger Embryo.	Gestreute Kerne, jedoch in beginnender Degeneration.
9.	Vielzelliger Embryo.	Zahlreiche freie Endospermkerne.
10.	Stark zusammengedrückte Samenanlage — zum Untergang verurteilt — einen zusammengepressten, schmalen, langen Embryo enthaltend.	

Bei *Tilia cordata* trifft die Degeneration früher als bei *Tilia platyphyllos* neun der zehn Samenanlagen. Die Samenanlage, die bei *Tilia cordata* sich weiter entwickelt, gehört der unteren Etage an. Allerdings wird auch bei *Tilia cordata* ein befruchtungsreifer Embryosack in sämtlichen Samenanlagen eines Fruchtknotens ausgebildet, aber gewöhnlich wird nur einer befruchtet, oder, wenn mehr als einer befruchtet wird, entwickeln sich nur einige wenige Endospermkerne, ehe neun Samenanlagen degenerieren, und ich habe in ihnen die Eizelle niemals geteilt gesehen, noch weniger junge Embryonen wahrgenommen.

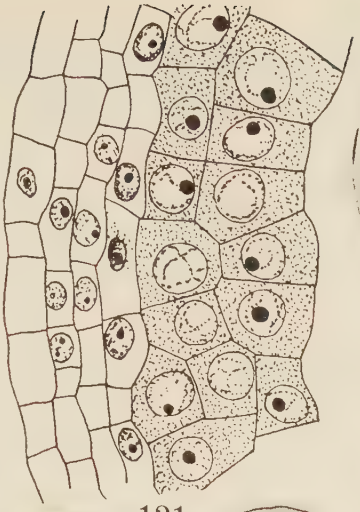
Entelea, *Corchorus* und *Sparrmannia* haben, wie bekannt, vielsamige, kapselartige Früchte. Der Embryo bei *Entelea palmata* ist im Gegensatz zu *Tilia platyphyllos* mit einem deutlichen, ziemlich langen Suspensor versehen. Fig. 119 zeigt einen dreizelligen Embryo von *Entelea palmata* mit der unteren Zelle in Teilung. In dem dazugehörigen Embryosack wurden über 200 freie Endospermkerne gezählt. Fig. 120 stellt einen älteren Embryo derselben Pflanze dar. Er besitzt einen deutlichen Suspensor, der zum grösseren Teil aus einer einzigen Zellreihe aufgebaut ist. In dem zu Fig. 120 gehörenden Embryosack hatte noch keine Zellbildung im Endosperm begonnen.

Von dem Keimling und dem Samen innerhalb der Familie *Tiliaceae* gibt Schumann (Engler-Prantl 1895 S. 13) folgende Beschreibung: »Der Keimling hat nur selten grosse mandelartige Kotyledonen wie bei *Brownlowia*, dann fehlt das Nährgewebe; öfters ist es mehr oder weniger entwickelt und fleischig, dann sind die Kotyledonen blattartig, flach oder gefaltet (*Tilia*), ganz oder eingeschnitten.«

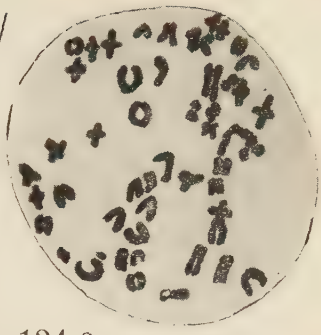
Die Staubblätter.

Fig. 121 zeigt einen Teil eines Längsschnittes durch einen jungen Staubbeutel von *Entelea palmata* zu einem Zeitpunkt, wo sich der Kern in den Pollenmutterzellen in Präsynapsis befindet. In den dithezischen Antheren liegen die Pollenmutterzellen nicht in einer Reihe wie bei vielen *Malvaceen*, sondern gewöhnlich in zwei bis drei Reihen. Die Tapetenschicht ist auf Fig. 121 noch nicht besonders in die Augen fallend, und ihre Zellen sind noch einkernig. Zwischen Tapetum und Epidermis befinden sich wie gewöhnlich zwei Zellschichten, von denen die innere später zusammengepresst und die äussere zu der fibrösen Schicht ausgebildet wird. Der Kern einer Pollenmutterzelle von letztgenannter Figur ist in Fig. 122 mit stärkerer

Fig. 121. *Entelea palmata.* Teil eines Längsschnittes durch einen jungen Staubbeutel. Vergr. 890: 1. Fig. 122. *Entelea palmata.* Kern einer P. M. Z. in Präsynapsis. Vergr. 2025: 1. Fig. 123. *Entelea palmata.* Kern einer P. M. Z. in Synapsis. Vergr. 2025: 1. Fig. 124 a, b. *Sparrmannia africana.* Kern einer P. M. Z. in Diakinese. Zwei aufeinander folgende Schnitte. In Fig. 124 a befinden sich wahrscheinlich gegen 50, in Fig. 124 b 25 Gemini. Vergr. 2025: 1. Fig. 125—128. P. M. Z. Fig. 125. *Sparrmannia africana.* Heterotypische Teilung. Metaphase. Vergr. 2025: 1. Fig. 126. *Entelea palmata.* Heterotypische Teilung. Telophase. Vergr. 2025: 1. Fig. 127 a, b. *Entelea palmata.* Homotypische Teilung. Metaphase. Vergr. 890: 1. Fig. 128. *Sparrmannia africana.* Homotypische Teilung. Metaphase. Vergr. 2025: 1.



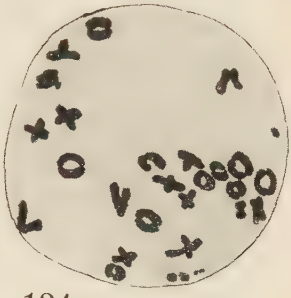
121



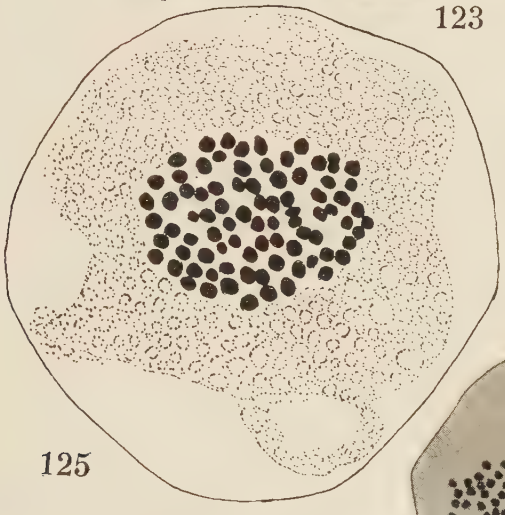
124 a

122

123



124 b



125

126

128

127 a

127 b

Vergrösserung abgebildet. Im Kern tritt ein grosser Nukleolus und ein feiner Faden hervor, hier und da mit Chromatinanhäufungen. Prochromosomen habe ich nicht beobachtet. Die Reduktionsteilung habe ich nur bei *Entelea palmata* und *Sparrmannia africana* studiert. Sie verläuft in normaler Weise. Fig. 123 zeigt den Kern einer Pollenmutterzelle von *Entelea palmata* in dem lange dauernden Synapsisstadium. Im Diakinesestadium sind die Gemini gewöhnlich ringförmig. Bei *Sparrmannia africana* sind sie sehr klein, bei *Entelea palmata* bedeutend grösser. Bei der ersteren fand ich, dass die Zahl der Gemini ungefähr 80 beträgt (Fig. 124 a, b). Fig. 125 zeigt eine Metaphasenplatte von der heterotypischen Teilung bei *Sparrmannia africana* von dem einen Pol gesehen. Alle Chromosomen sind auf einen einzigen Schnitt gekommen. Die haploide Chromosomenzahl ist bei *Sparrmannia africana* ungefähr 80 (Fig. 124 a, b und Fig. 125). Ich habe sie früher in einer vorläufigen Mitteilung (Helge Svensson 1923 b, S. 392) zu etwa 40 angegeben. Diese Angabe ist falsch und beruht auf einer unrichtigen Deutung von Bildern wie in Fig. 125. Auch waren damals keine Zählungen in Diakinesestadien vorgenommen worden. Im Anaphasestadium der heterotypischen Teilung wird keine Zellplatte oder Wand gebildet. Kurz auf die heterotypische Teilung folgt die homotypische. Fig. 127 a und b zeigen diese bei *Entelea palmata*. Wie aus der Figur hervorgeht, können die Spindeln verschiedene Stellung zueinander einnehmen, aber eine Orientierung wie in Fig. 127 b ist die gewöhnlichste und führt zu einer tetraedrischen Anordnung der Tetradenkerne. Aus Metaphasestadien von der homotypischen Teilung wurde durch Beobachtungen in einer grossen Anzahl von Fällen die haploide Chromosomenzahl bei *Entelea palmata* zu 8 bestimmt (Fig. 127 a und b). Meine Beobachtungen bei der homotypischen Teilung bei *Sparrmannia africana* sprechen auch dafür, dass ihre haploide Chromosomenzahl ungefähr 80 ist. Auf Fig. 128 sieht man Metaphasenplatten von der homotypischen Teilung bei dieser; in der linken, die 76 Chromosomen enthält, sind alle auf einen Schnitt gekommen. Lininfäden, die anfangs die vier durch die homotypische Teilung entstandenen Tetradenkerne vereinigen, fehlen hier ebensowenig wie bei anderen Pflanzen, deren Pollenbildung wie bei *Sparrmannia africana* und *Entelea palmata* dem simultanen Typ folgt. Fig. 129 stellt eine Pollentetrade von *Entelea palmata* dar. Die Reduktionsteilung der Pollenmutterzellen bei *Entelea palmata* und *Sparrmannia africana* findet statt, wenn die Archesporzelle in der Samenanlage von einer oder zwei Deckzellen bedeckt ist.

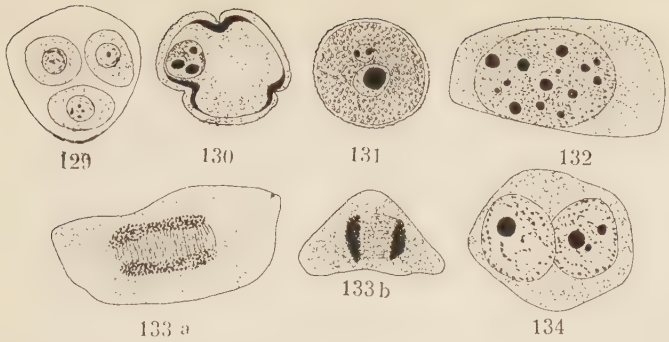


Fig. 129. *Entelea palmata.* Pollentetrade. Vergr. 860: 1. Fig. 130. *Sparrmannia africana.* Einkerniges Pollenkorn. Vergr. 600: 1. Fig. 131. *Entelea palmata.* Reifes Pollenkorn. Vergr. 600: 1. Fig. 132. *Sparrmannia africana.* Einkernige Tapetenzelle. Vergr. 860: 1. Fig. 133 a, b. *Sparrmannia africana.* Mitose in einer Tapetenzelle. Vergr. 860: 1. Fig. 134. *Sparrmannia africana.* Zweikernige Tapetenzelle. Vergr. 860: 1.

Fig. 130 zeigt ein einkerniges Pollenkorn von *Sparrmannia africana* und Fig. 131 ein fertiges von *Entelea palmata.* Das reife Pollenkorn ist bei *Entelea palmata* und wahrscheinlich auch bei *Sparrmannia africana* und den *Tilia*-Arten mit einem vegetativen und einem generativen Kern versehen. Es ist so mit Nahrungsstoffen vollgepfropft — bei *Entelea palmata* vermutlich Stärkekörnern — dass Beobachtungen über die Kernverhältnisse hierdurch ungeheuer erschwert werden. Das Pollenkorn ist mit drei Poren für das Keimen des Pollenschlauches versehen, deren Platz auf Fig. 130 angedeutet ist, während in Fig. 131 der Schnitt so geht, dass keine der Poren sichtbar ist. Die Exine bei *Sparrmannia africana* und *Entelea palmata* weist eine feine Leistenstruktur auf (Fig. 130, 131).

Juel (1915) hat einige Beobachtungen über die Tapetenzellen bei *Tilia ulmifolia* Scop. und *T. platyphyllos* Scop. gemacht. Er hat gezeigt, dass diese *Tilia*-Arten kein sog. Periplasmodium bilden. Ich kann hinzufügen, dass dasselbe für *Tilia cordata*, *Entelea palmata* und *Sparrmannia africana* gilt. Die Tapetenzellen, die anfangs einkernig sind, werden bei *Sparrmannia africana* und *Entelea palmata* später zweikernig. Fig. 132 zeigt eine Tapetenzelle von *Sparrmannia africana* mit einem einzigen voluminösen Kern, der mit einer grossen Anzahl Nukleolen versehen ist. In den auf Fig. 133 a, b abgebildeten Tapetenzellen derselben Pflanze findet eine Mitose statt. Derartige Bilder in den Tapetenzellen, wie sie Fig. 133 veranschaulichen will, sind sehr gewöhnlich in meinen Präparaten, wenn sich der Kern der Pollenmutterzellen in Prophasestadien der heterotypischen Teilung befindet und führen zur Entstehung zweikerniger Tapetenzellen (Fig. 134).

II.

DIE EMBRYOLOGIE DER AMARYLLIDEEN

SPEZIELLER TEIL.

Die Unterfamilie Amaryllidoideae.[1]

Die Haemanthus-Gruppe.

Mein Material umfasst *Haemanthus Katharinae* Baker und *H. albiflos* Jacq. sowie *Clivia nobilis* Lindl. und stammt aus dem Gewächshaus des botanischen Gartens zu Uppsala.

Die Entwicklung der Samenanlagen.

Die Gattung *Haemanthus* gehört in Engler-Prantl (1888) zu der Abteilung der *Haemanthus*-Gruppe, deren Repräsentanten niemals mehr als zwei Samenanlagen in jedem Fach haben. *Haemanthus Katharinae* hat in jedem der drei Fruchtknotenfächer eine einzige anatrope und apotrope Samenanlage. Die Mikropyle ist entweder gerade nach unten oder, was gewöhnlicher ist, schräg abwärts-einwärts gerichtet. Fig. 1 zeigt einen Querschnitt und Fig. 2 einen Längsschnitt durch den Fruchtknoten von *Haemanthus Katharinae*. Die Samenanlage bei dieser Pflanze ist crassinuzellat mit einer einzigen Zellschicht von Deckzellen oberhalb der grossen Embryosackmutterzelle (Fig. 3). In dieser Schicht kommen in älteren Samenanlagen niemals perikline Teilungen vor, sondern sie wird von dem wachsenden Embryosacke zusammengepresst und degeneriert wie die drei oberen Tetradenzellen; der fertige Sack ist also nur von der Nuzellusepidermis bedeckt.

Fig. 4 a, b und c zeigen die Embryosackmutterzelle von *Haemanthus Katharinae*, die sich auf drei Schnitte verteilt hat. Die heterotypische Kernteilung befindet sich in einem Stadium zwischen der Diakinese und der Metaphase. Die Kernmembran ist aufgelöst, und es sind Lininfäden ausdifferenziert. Die Bestimmung der haploiden

[1] Einteilung nach Pax in Engler-Prantl (1888).

Chromosomenzahl wird dadurch erschwert, dass sich die verschieden grossen Doppelchromosomen oft auf mehrere Schnitte verteilen. In Fig. 4 a, b und c gehören x und x_1 zu demselben Doppelchromosom, ebenso y und y_1, z und z_1, u und u_1 sowie v und v_1, so dass die haploide Chromosomenzahl für *Haemanthus Katharinae* 12 sein dürfte. Bei einer *Haemanthus*-Art fand Müller (1912) durch das Studium von Kernteilungen in Wurzelspitzen als diploide Chromosomenzahl 16 — 18. Er gibt an, dass sich unter den 16 — 18 Chromosomen zwei bis drei Paar auffallend von den anderen unterscheiden.

Die Tetradenteilung, die ich nur bei *Haemanthus Katharinae* studiert habe, ist normal. Fig. 5 zeigt eine Dyade und Fig 6 eine Tetrade. In den Tetraden, die ich beobachtete, nahmen die 4 Tetradenzellen eine Lage ein, wie sie Fig. 6 zeigt.

Die Samenanlage ist bei *Haemanthus* bitegmisch. Ihr äusseres Integument ist auch auf der Funikularseite ausgebildet. Aus Fig. 7 ist die Ausbildung ersichtlich, welche die Integumente erreicht haben, wenn die Samenanlage eine Tetrade enthält. Die Integumente sind ungefähr vier Zellschichten dick, ausgenommen das äussere Integument auf der Funikularseite, das zu diesem Zeitpunkt noch nicht so kräftig und auch noch nicht so weit entwickelt ist wie das innere. Wenn die Samenanlage einen fertigen Embryosack enthält, ist die Mikropyle geschlossen.

Die Embryosäcke sind in normaler Weise achtkernig. Der befruchtungsreife Embryosack hat bei den beiden untersuchten *Haemanthus*-Arten dasselbe Aussehen (Fig. 8). Er ist gross und plasmaarm. Die Eizelle ist von gewöhnlicher Beschaffenheit, mit dem Kern in dem unteren plasmareichen Teil und mit einer Vakuole im oberen Teil. Die Synergiden, welche dieselbe Grösse wie die Eizelle besitzen, sind birnenförmig und haben keine Vakuole. Der Kern liegt im unteren Teil und ist ebenso gross wie der der Eizelle. Der obere, spitze Teil der Synergide wird ziemlich intensiv von Lichtgrün gefärbt und zeigt ausserdem ein streifiges Aussehen. Die Synergiden beider *Haemanthus*-Arten haben also einen sogenannten »Fadenapparat». Auch bei *Clivia* hat Habermann (1906 Taf. XIII Fig. 2) einen Fadenapparat nachgewiesen. Die beiden Polkerne haben sich bei *Haemanthus* in dem fertigen Embryosack zu einem Zentralkern vereinigt, der unmittelbar oberhalb der drei Antipodenzellen liegt. In dem plasmaarmen Embryosack wird die grösste Plasmamenge gerade im basalen Teil des Embryosackes angetroffen, wo der Zentralkern liegt. Die drei einkernigen Antipodenzellen sind gross; ihr retikulares Plasma

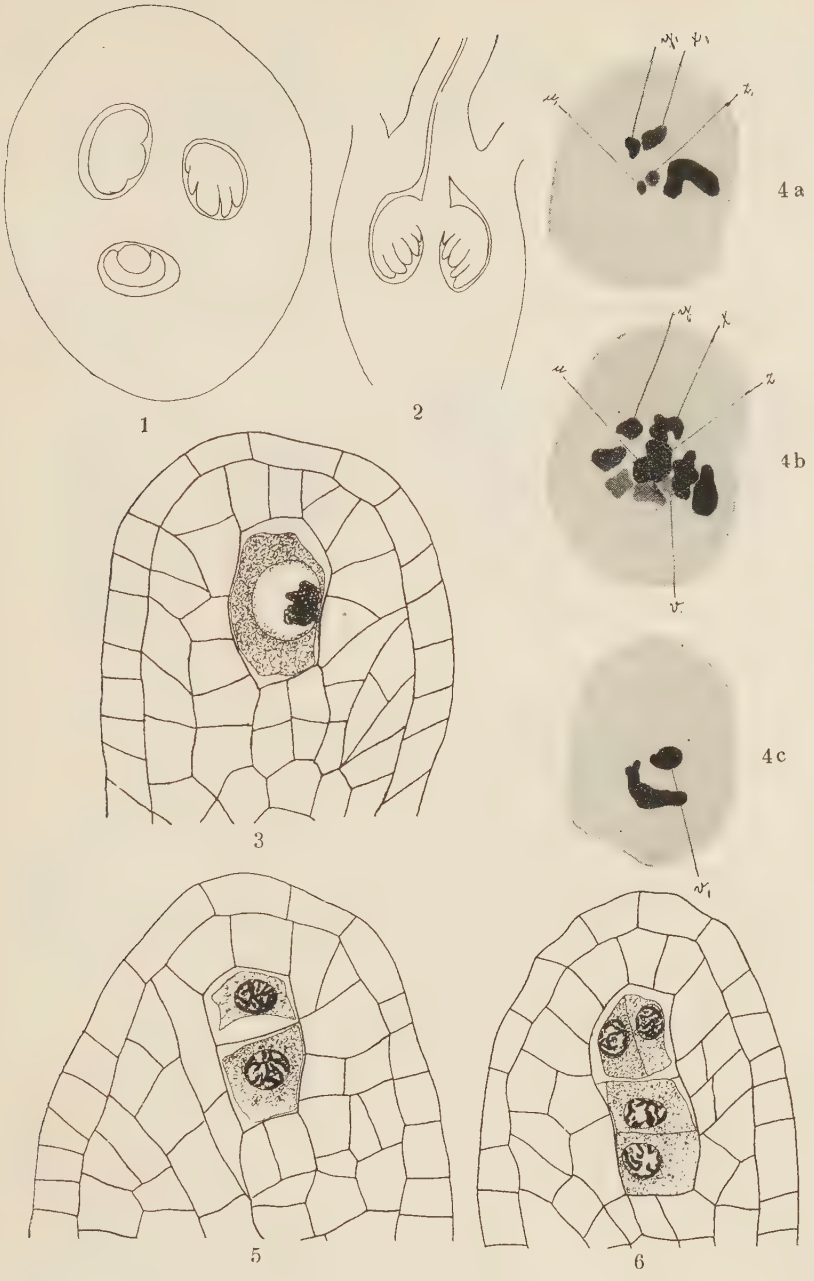


Fig. 1—6. *Haemanthus Katharinae.* Fig. 1. Querschnitt durch den Fruchtknoten. Vergr. 30: 1. Fig. 2. Längsschnitt durch den Fruchtknoten. Vergr. 15: 1. Fig. 3. Nuzellus mit der E. M. Z., deren Kern sich in Synapsis befindet. Vergr. 330: 1. Fig. 4 a, b, c. Drei aufeinander folgende Schnitte durch eine E. M. Z. Wahrscheinlich 12 Doppelchromosomen. Vergr. 860: 1. Fig. 5. Die zwei durch die heterotypische Teilung entstandenen Zellen. Vergr. 330: 1. Fig. 6. T-Tetrade. Vergr. 330: 1.

Fig. 7. *Haemanthus Katharinae*. Übersichtsbild einer Samenanlage, die Ausbildung der Integumente zeigend, wenn die Samenanlage eine Tetrade enthält. Vergr. 120: 1. Fig. 8. *Haemanthus Katharinae*. Befruchtungsreifer Embryosack. Eine Synergide und ein Antipode sind auf der Figur nicht eingezeichnet. Vergr. 80: 1. Fig. 9. *Haemanthus albiflos*. Übersichtsbild eines Schnittes durch den oberen Teil eines Samens mit einem kleinen Embryo. Vergr. 15: 1.

ist mit kleinen Vakuolen versehen. Die Antipodenkerne sind gross und hypertrophiert. Die chromatische Substanz ballt sich zusammen und nimmt Farbstoff sehr stark an. Die Antipoden persistieren recht lange und sind noch unverändert, wenn das Endosperm eine ziemlich fortgeschrittene Entwicklung erreicht hat. Bei *Clivia* beobachtete Vesque (1879 S. 304, 316, 317, 376 Taf. XIV Fig. 8—14) unter dem dreizelligen Antipodenapparat eine spezifische, von dem übrigen Chalazagewebe abweichende Zellgruppe, »l'appareil périanticline». Die drei Antipodenzellen von *Clivia* liegen wie bei *Haemanthus* in derselben Ebene nebeneinander.

Fig. 9 zeigt ein schematisches Bild eines Schnittes durch den oberen Teil eines Samens mit einem kleinen Embryo von *Haemanthus*

albiflos. Die Zeichnung ist nach einem Präparat gemacht, das mir Herr Professor Juel zur Verfügung stellte. Der runde Embryo ist im Verhältnis zu dem riesigen Embryosack auffallend klein. Ein Suspensor war nicht zu bemerken.

Die Staubblätter.

Die Pollenentwicklung habe ich bei *Haemanthus Katharinae* und *Clivia nobilis* untersucht. Obgleich sich in meinen Präparaten ver-

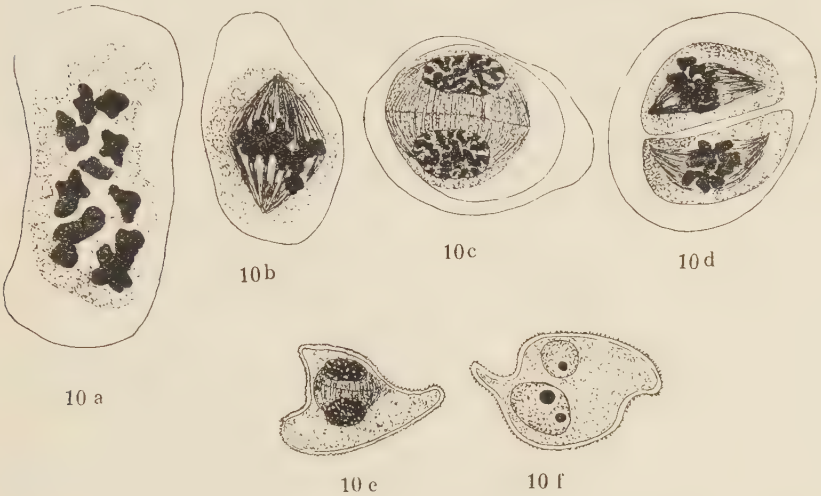


Fig. 10 a—f. *Haemanthus Katharinae*. Einige Stadien der Pollenentwicklung. Fig. 10 a. P. M. Z. Diakinese. 12 Gemini. Fig. 10 b. P. M. Z., deren Kern sich in einem Stadium kurz vor der Metaphase der heterotypischen Teilung befindet. Fig. 10 c. P. M. Z. Heterotypische Teilung. Telophase. Fig. 10 d. P. M. Z. Homotypische Teilung. Metaphase. Fig. 10 e. Erste Teilung im Pollenkorn. Telophase. Fig. 10 f. Pollenkorn mit vegetativem und generativem Kern. Fig. 10 a. Vergr. 890: 1. Fig. 10 b—f. Vergr. 600: 1.

schiedene Stadien der heterotypischen und homotypischen Teilung der Pollenmutterzellen bei der ersteren Pflanze finden, so ist es doch schwer, die haploide Chromosomenzahl anzugeben, da die Chromosomen infolge ihrer Grösse oft auf mehr als einen Schnitt kommen. Meine Zählungen in Diakinesestadien und Stadien zwischen der Diakinese und Metaphase machen es jedoch sehr wahrscheinlich, dass die haploide Chromosomenzahl bei *Haemanthus Katharinae* zwölf ist. In einem einzigen Fall fand ich jedoch alle 12 Doppelchromosomen in einem einzigen Schnitt liegend (Fig. 10 a). Fig. 10 a—f zeigen einige Stadien der Pollenentwicklung bei *Haemanthus Katharinae*. Wie aus Fig. 10 c, d hervorgeht, ist die Pollenbildung sukzessiv. Eine solche Pollenbildungsart kennzeichnet auch *Clivia nobilis*.

Wenn die Pollenmutterzellen bei *Haemanthus Katharinae* Tetradenteilung erfahren, sind die Tapetenzellen zweikernig, bisweilen dreikernig. Sie sind meist etwas platte Zellen mit mässig dichtem Plasma ohne grössere Vakuolen. Die Tapetenzellen, die dasselbe Aussehen zeigen, wenn die Pollensäcke Tetraden enthalten und kurz nachdem sich die Tetradenzellen getrennt haben, degenerieren später. Weder bei *Haemanthus Katharinae* noch bei *Clivia nobilis* kommt es zur Bildung eines Periplasmodiums. Die Tapetenzellen der ersteren Pflanze beginnen zu degenerieren, wenn die einkernigen Pollenkörner Prophasestadien aufweisen oder wenn man in den Pollenkörnern Teilungsfiguren findet, durch welche der vegetative und generative Kern entstehen. Die ältesten beobachteten Pollenkörner enthalten einen grossen vegetativen und einen kleinen generativen Kern. Die Exine zeigt eine feine, zackige Skulptur (Fig. 10 e, f).

Die Galanthus-Gruppe.

Von dieser Gruppe habe ich *Galanthus nivalis* L., *Leucojum vernum* L. und *L. aestivum* L. mehr oder weniger eingehend untersucht.

Das Material vom Schneeglöckchen stammt aus einigen Gärten in Uppsala, vor allem aus dem hiesigen botanischen Garten, und ist fast alles im Freien gewachsen. Um die Entwicklung zu beschleunigen und die embryologische Entwicklungsgeschichte der Pflanze bis zum fertigen Embryosack schneller kennen zu lernen, wurden am 25. August 1923 auch etwa 50 Zwiebeln in Töpfe gepflanzt, die in ein mässig warmes Gewächshaus gestellt wurden. Die von mir gegebenen phänologischen Daten stammen von Material, das im Freien gewachsen ist, soweit nicht ausdrücklich etwas anderes bemerkt wird.

Galanthus nivalis gehört zu den Pflanzen, deren Blüten schon im Jahre vor der Anthese angelegt werden. Anfang September sind alle Teile der Blüte deutlich wahrnehmbar. Im Jahre 1923 fixierte ich Fruchtknoten und Staubblätter von Material, das im Freien gewachsen war, an folgenden Tagen: 13. und 24. September; 1., 8., 16., 23. Oktober; 5. und 14. November sowie 7. und 10. Dezember. Mitte November fiel jenes Jahr der erste Schnee in Uppsala. Am 31. Januar 1924 schaufelte ich die ca. $^1/_2$ m dicke Schneedecke von der *Galanthus nivalis*-Abteilung im hiesigen botanischen Garten weg und grub aus dem gefrorenen Boden ungefähr 1 Dutzend Blüten aus, welche fixiert wurden. Die Blüte des im Freien wachsenden Schnee-

glöckchens bleibt, wie bekannt, während des Herbstes und Winters, in der Zwiebel eingeschlossen oder von einer Spatha geschützt, unter der Erdoberfläche, in Uppsala gewöhnlich bis Ende März, wo sie schnell die Erdoberfläche erreicht, sich über den Boden erhebt und aufblüht. Ende März und Anfang April 1923 wurden verschiedene Fixierungen von Blüten gemacht, die gerade die Erdoberfläche erreichten oder erreicht hatten, und etwas später im April desselben Jahres wurden einige Fixierungen von voll entwickelten Blüten vorgenommen. Es gelang mir nicht, Endospermstadien von *Galanthus nivalis* zu erhalten. Einige wenige Fruchtknoten, die nach dem Blühen geschwollen waren, wurden allerdings im Mai fixiert, aber bei Herstellung von Präparaten zeigte sich, dass sie nur degenerierte Samenanlagen enthielten. Blüten, die von meinen Gewächshauszüchtungen genommen waren, wurden am 29. August, 4., 10., 17., 24. September, 2., 9., 15., 24. Oktober sowie 4. Dezember 1923 fixiert.

Das Material von *Leucojum vernum* stammt teils aus dem botanischen Garten zu Uppsala, teils — dank dem Entgegenkommen von Herrn Professor Wetter — aus dem alten Garten von Prof. Tullberg in Uppsala, während alles Material von *Leucojum aestivum* aus dem Linnéschen Garten in Uppsala geholt ist. Von den beiden *Leucojum*-Arten finden sich in meinem Material nur fertige Embryosäcke sowie Endosperm- und Embryostadien.

Die Entwicklung der Samenanlagen.

Galanthus nivalis. In jedem der drei Fächer des Fruchtknotens sitzen die Samenanlagen, welche anatrop und zentralwinkelständig sind, in zwei längsgerichteten Reihen. In jeder Längsreihe finden sich gewöhnlich 7—8 Samenanlagen.

Fig. 11 zeigt einen Querschnitt eines Fruchtknotens, der am 29. August von dem Material fixiert wurde, das im Gewächshaus gezüchtet worden war. Man erblickt die Samenanlagen in Form kleiner Höcker.

Am 13. Sept. trat die subepidermale Archesporzelle deutlich an Material hervor, das im Freien gewachsen war (Fig. 12). Von den Integumenten ist zu dieser Zeit nur das innere sichtbar; die Samenanlage ist nur erst schwach umgebogen.

Am 24. Sept. war die Samenanlage anatrop und mit zwei Integumenten versehen, doch fehlt das äussere Integument auf der Funikularseite oder ist äusserst schwach in Form einer kleinen Kante ausgebildet. Das äussere und innere Integument befinden sich in

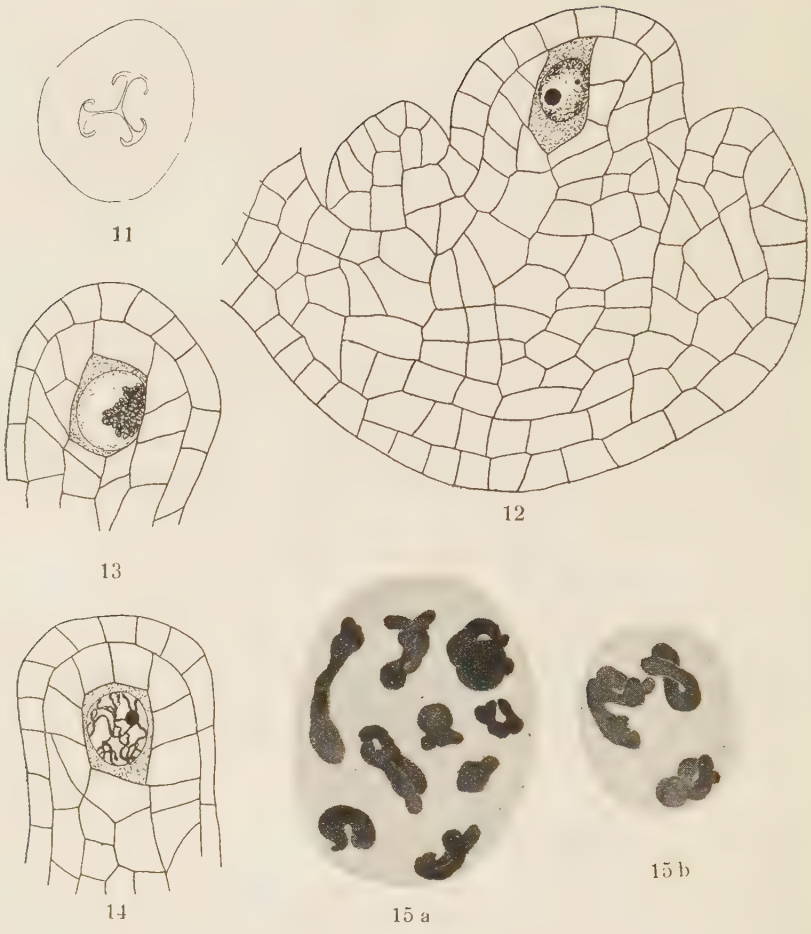


Fig. 11—15. *Galanthus nivalis*. Fig. 11. Querschnitt durch sehr jungen Fruchtknoten. Vergr. 15: 1. Fig. 12. Samenanlage zur Zeit des Hervortretens der subepidermalen Archesporzelle. Vergr. 330: 1. Fig. 13. Oberhalb der E. M. Z., deren Kern sich in Synapsis befindet, eine Deckzelle. Vergr. 330: 1. Fig. 14. Die E. M. Z., deren Kern sich in Spirem befindet, ist von einer Zellschicht bedeckt. Vergr. 330: 1. Fig. 15 a, b. Der Kern der E. M. Z. in einem Stadium nahe der Diakinese. Zwei konsekutive Schnitte. Die haploide Chromosomenzahl ist 12. Vergr. 1350: 1.

gleicher Höhe, haben aber noch kaum das Niveau der Nuzellusspitze erreicht. Die Archesporzelle hat eine Deckzelle abgetrennt und ist zur Embryosackmutterzelle geworden (Fig. 13). *Galanthus nivalis* ist also crassinuzellat. Später wird die Embryosackmutterzelle von einer Zellschicht bedeckt (Fig. 14). In einem etwas älteren Stadium teilt sich gewöhnlich wenigstens eine von den Zellen dieser Schicht periklin (Fig. 18 und 19). Der Kern

der Embryosackmutterzelle weist in den Samenanlagen verschiedene Prophasestadien auf, besonders oft Synapsis (Fig. 13), aber auch Spirem (Fig. 14), in welchem Stadium bei starker Vergrösserung der doppelte Faden schön hervortritt, und Stadien nahe der Diakinese (Fig. 15 a und b). Nur in einer einzigen Samenanlage fand ich zu diesem Zeitpunkt (24. Sept.), dass die Entwicklung bis zur heterotypischen Spindel in Anaphase mit schon ausdifferenzierter Zellplatte fortgeschritten war. Die haploide Chromosomenzahl für *Galanthus nivalis* wurde zu 12 bestimmt (Fig. 15 a, b), eine bei monokotylen Pflanzen keineswegs ungewöhnliche Zahl.

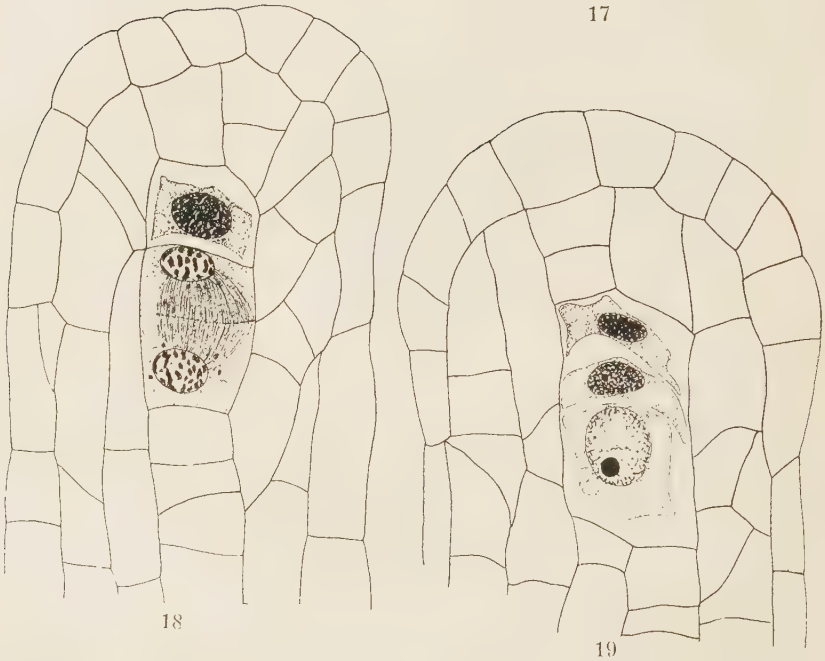
Die heterotypische und homotypische Teilung in der Samenanlage fand 1923 fast immer in der letzten Septemberwoche oder der ersten Oktoberwoche statt. In allen Fruchtknoten, die ich am 8. Oktober fixierte, war die Reduktionsteilung in den Samenanlagen bereits erfolgt, und die Embryosäcke waren einkernig. Es kann jedoch in Ausnahmefällen geschehen, dass die Reduktionsteilung später stattfindet, denn in einem der Fruchtknoten, die am 23. Oktober fixiert wurden, fand ich in den Samenanlagen verschiedene Tetradenteilungsstadien, Dyaden, Tetraden, ja in einer Samenanlage hatte der Kern der Embryosackmutterzelle noch nicht das Diakinesestadium erreicht. Es mag betont werden, dass es die Samenanlagen im obersten und untersten Teil des Fruchtknotens waren, die in diesem Ausnahmefall noch nicht das einkernige Embryosackstadium erreicht hatten und dass die Entwicklung in diesen Samenanlagen immer etwas langsamer als in denen vor sich geht, die im mittleren Teil des Fruchtknotens sitzen.

Die Tetradenteilung in der Samenanlage wird durch Fig. 16—19 veranschaulicht. Figur 16 zeigt ein Stadium von der Bildung der heterotypischen Spindel. Die Spindel hat in dem abgebildeten Falle einen tripolaren Ursprung. Fig. 17 zeigt die zwei Zellen, die als Ergebnis der heterotypischen Teilung entstehen. Nur die untere Dyadenzelle teilt sich, wogegen die obere und ihr Kern bei *Galanthus nivalis* stets ungeteilt bleiben (Fig. 18), so dass eine »Tetrade» aus drei Megasporen gebildet wird (Fig. 19). Die chalazale Tetradenzelle bildet später den Embryosack. *Galanthus nivalis* stimmt bezüglich der Tetradenteilung mit beispielsweise *Anthericum ramosum* (Strasburger 1879 S. 18) überein. Die obere Dyadenzelle zeigt nicht selten ein degeneriertes Aussehen, ehe noch die homotypische Teilung in der unteren Dyadenzelle beendet ist.

Figur 20 zeigt ein Übersichtsbild einer Samenanlage, die einen

16

17



18

19

Fig. 16—19. *Galanthus nivalis.* Fig. 16. Bildung der heterotypischen Spindel in der E. M. Z. Die Spindel hat drei Spitzen. Vergr. 1350: 1. Fig. 17. Die zwei durch die heterotypische Teilung entstandenen Zellen. Vergr. 600: 1. Fig. 18. Nur der Kern in der unteren Dyadenzelle teilt sich. Vergr. 600: 1. Fig. 19. »Tetrade». Vergr. 600: 1.

einkernigen Embryosack enthält. Oberhalb des Embryosackes treten die degenerierten Tetradenzellen sehr deutlich hervor. Fast alles Ma-

terial, das am 8., 16. und 23. Oktober fixiert wurde, enthielt einkernige Embryosäcke, so dass dieses Stadium von recht langer Dauer zu sein scheint. Das innere Integument besteht aus 2 Zellschichten, ausgenommen die Spitze, welche dicker ist. Das äussere Integument ist auf der der Raphe abgekehrten Seite der Samenanlage 3—4 Zellschichten dick. Auf der Funikularseite ist es wenig ausgebildet. Das äussere Integument ist noch kürzer als das innere.

Am 5. und 14. November enthielten die Samenanlagen meist zweikernige Embryosäcke (Fig. 21), doch wurden in einigen Samenanlagen auch die zweite Teilung im Embryosack (Fig. 22) sowie vierkernige Embryosäcke wahrgenommen. In dem zweikernigen Embryosack liegt ein Kern in dem oberen und einer in dem unteren Ende. Dieselbe Lage nehmen die beiden Kerne ein, wenn sie sich in Prophase zur zweiten Teilung im Sacke befinden, so dass in dem vierkernigen Embryosack zwei Kerne in dem apikalen und zwei in dem proximalen Teil liegen. Der Nuzellus hat eine lange und schmale Form erhalten. Der Embryosack hat an Grösse zugenommen und verdrängt nicht nur die beiden oberen Tetradenzellen und die Deckzellen, sondern auch Nuzelluszellen auf den Seiten des Embryosackes (Fig. 21).

In meinem Material vom 10. Dez. befanden sich alle Embryosäcke im Vierkernstadium.

Am 31. Januar enthielten die meisten Samenanlagen in allen Fruchtknoten vierkernige Embryosäcke, in anderen befanden sich die vier Kerne in Prophase zur dritten Teilung, während andere acht freie Kerne oder fertige Embryosäcke und dazwischenliegende Stadien enthielten. In dem achtkernigen Embryosack liegen vier Kerne in jedem Ende. Die beiden Polkerne wandern rasch aufeinander zu und begegnen sich in der Mitte oder unteren Hälfte des Embryosackes. Sie haben an Wachstum zugenommen, so dass sie, wenn sie sich treffen, bedeutend grösser als die übrigen sechs Kerne des Embryosackes sind (Fig. 23). Zu dem Zeitpunkt, in dem man die beiden Polkerne in Kontakt miteinander findet, ist sowohl im chalazalen als im mikropylaren Teil des Embryosackes Zellbildung eingetreten (Fig. 23). Die Polkerne vereinigen sich sehr bald zu einem grossen Zentralkern, der im unteren Teil des Embryosackes liegt.

Das Material von den Blüten, das Ende März und Anfang April, kurz ehe oder gerade als die Blüten die Erdoberfläche erreicht hatten, fixiert wurde, enthielt fertige Embryosäcke.

Meine Beobachtungen zeigen, dass in unseren Gegenden der

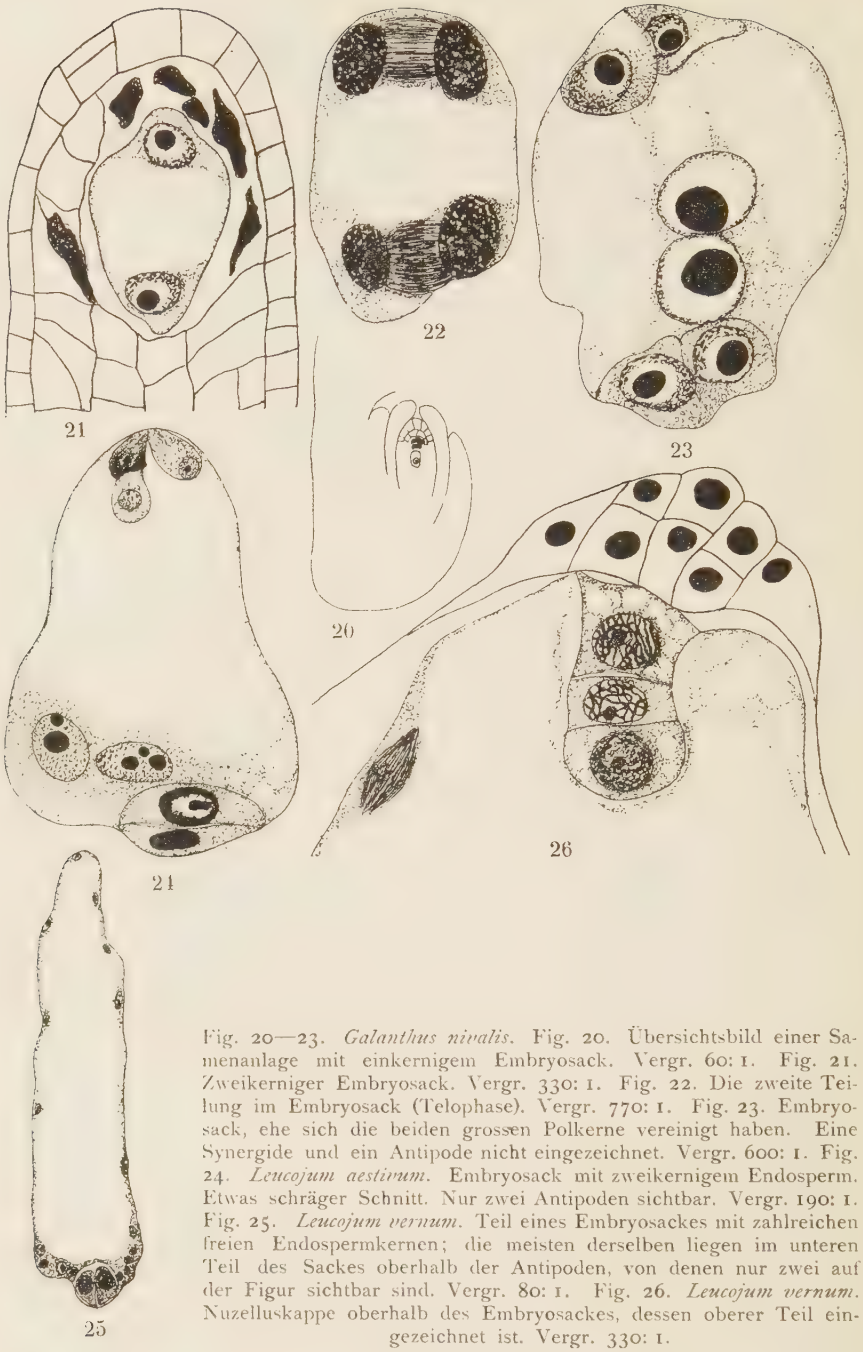


Fig. 20—23. *Galanthus nivalis*. Fig. 20. Übersichtsbild einer Samenanlage mit einkernigem Embryosack. Vergr. 60: 1. Fig. 21. Zweikerniger Embryosack. Vergr. 330: 1. Fig. 22. Die zweite Teilung im Embryosack (Telophase). Vergr. 770: 1. Fig. 23. Embryosack, ehe sich die beiden grossen Polkerne vereinigt haben. Eine Synergide und ein Antipode nicht eingezeichnet. Vergr. 600: 1. Fig. 24. *Leucojum aestivum*. Embryosack mit zweikernigem Endosperm. Etwas schräger Schnitt. Nur zwei Antipoden sichtbar. Vergr. 190: 1. Fig. 25. *Leucojum vernum*. Teil eines Embryosackes mit zahlreichen freien Endospermkernen; die meisten derselben liegen im unteren Teil des Sackes oberhalb der Antipoden, von denen nur zwei auf der Figur sichtbar sind. Vergr. 80: 1. Fig. 26. *Leucojum vernum*. Nuzelluskappe oberhalb des Embryosackes, dessen oberer Teil eingezeichnet ist. Vergr. 330: 1.

Embryosack nicht während der ersten Wintermonate fertig ausgebildet ist, sondern dass wenigstens die dritte Teilung im Embryosack und die Ausdifferenzierung von Eiapparat und Antipodenzellen sowie die Vereinigung der Polkerne im Laufe des Winters erfolgen. Erst nach dem Ende des Januar erhalten alle Samenanlagen fertige Embryosäcke.

Während bisher Literaturangaben über die frühere Entwicklung der Samenanlage bei *Galanthus nivalis* vollständig gefehlt haben, hat Vesque (1879) einige Beobachtungen bezüglich des fertigen Embryosackes gemacht und abgebildet. In seiner Figurerklärung zu Tafel XIII Fig. 1 schreibt er: »Le sac embryonnaire de l'ovule adulte, porté sur un reste de nucelle cylindrique, est surmonté de quelques cellules épidermiques qui se perdent vers les côtés . . . . . Trois antipodes et un volumineux noyau central occupent la cavité du sac embryonnaire.» Vesque (1879) macht auch einige Angaben über »l'appareil périanticline». Guéguen (1901) schildert den Weg der Pollenschläuche und das Leitgewebe bei *Galanthus nivalis* und gibt auch einige Abbildungen. Beobachtungen über das Endosperm, besonders über die Teilung der Endospermkerne wurden von Strasburger (1880 S. 27, 32) gemacht. Brandza (1891 S. 15) studierte die Samenschale bei *Galanthus* und *Leucojum*.

Leucojum. Die embryologischen und zytologischen Verhältnisse bei *Leucojum vernum* und *L. aestivum* sind von vielen Forschern untersucht worden. Die Entwicklungsgeschichte des Embryosackes ist jedoch noch immer unbekannt oder nur sehr mangelhaft bekannt. Schon durch Hofmeister (1861 S. 671) wissen wir, dass *L. vernum* zu den Pflanzen gehört, »deren Keimbläschen schon im Spätherbste angelegt, im Zustande weit vorgerückter Ausbildung überwintern». Es ist wahrscheinlich bei dieser Art ebenso wie bei *Galanthus nivalis* ziemlich mühsam, die Entwicklung bis zum fertigen Embryosack zu verfolgen. Material, um eine solche Untersuchung vornehmen zu können, stand mir nicht zur Verfügung. Dahlgren (1915 S. 7) gibt an, dass der Embryosack am 15. Nov. in Uppsala bei *L. vernum* achtkernig ist. Vesque (1879 S. 318) sagt: »Le *Leucojum aestivum* ne me paraît pas différer notablement d'un *Scilla*», aber seine unrichtige Auffassung von der Entwicklung des Embryosackes macht seine Angabe ziemlich wertlos.

Die Samenanlage und der fertige Embryosack scheinen im grossen und ganzen bei *L. aestivum* und *L. vernum* dieselbe Beschaffenheit zu haben. Für die letztgenannte Pflanze macht Hofmeister

(1858, 1861) einige Angaben und erläutert sie durch Figuren. Aus Taf. XIII Fig. 13 seiner Arbeit 1861 ergibt sich die Ausbildung der Integumente der befruchtungsreifen Samenanlage bei *L. vernum*. Bei *L. aestivum* fand ich, dass die geschlossene Mikropyle der anatropen, bitegmischen Samenanlage dann nur von dem inneren Integument umgeben ist, das bei *L. aestivum* zwei Zellschichten dick ist; das äussere ist auf der der Raphe abgekehrten Seite der Samenanlage 7—8 Zellschichten dick; auf der entgegengesetzten Seite ist es in Form einer vorspringenden Kante ausgebildet.

Der fertige Embryosack ist bei *L. aestivum* gross und plasmaarm. Die Eizelle, deren Plasma sehr vakuolisiert ist, enthält den Kern gewöhnlich in der Mitte. Der untere Teil der Synergide ist mit dichtem Plasma gefüllt, und hier liegt der Kern. Die Spitze ist stark lichtbrechend und mit einem Fadenapparat ausgebildet. Die drei ziemlich grossen Antipodenzellen liegen in einer Ebene nebeneinander. In dem nicht ganz fertigen Embryosack, in welchem die beiden Polkerne noch nicht verschmolzen sind, sondern dicht nebeneinander im unteren Teil des Sackes liegen, ist das Plasma der Antipodenzellen mit einer grossen Anzahl Vakuolen versehen, in dem fertigen Embryosack aber ist ihr Plasma homogen. Dann haben sich auch die Polkerne zu einem grossen Zentralkern mit grossem Nukleolus vereinigt. Dieser Kern liegt im Plasma oberhalb der Antipoden. Wie Hofmeister (1849 S. 25) richtig angibt, bleiben bei *Leucojum* die drei Antipoden sehr lange unverändert bestehen.

Oberhalb des Embryosackes ist der Nuzellusgipfel noch vorhanden, und dieser Nuzellusteil persistiert lange als eine sog. »Nuzelluskappe» oder »Kernwarze». Sogar in einem so alten Stadium wie in Fig. 26, wo der Embryosack mehrere hundert Kerne oder Spindeln enthält, kann man ihn sehen. Auch Hofmeister (1861 S. 692) hat seine Persistenz bei *L. vernum* angedeutet. An den Seiten grenzt der fertige Embryosack gewöhnlich an die Nuzellusepidermis (vgl. Hofmeister 1849 S. 25, 1861 S. 666), aber bisweilen fand ich hier doch bei *L. aestivum* die Nuzellusepidermis degeneriert, so dass der Embryosack schon vor der Befruchtung an den Seiten direkt an das innere Integument grenzt.

Hofmeister (1858 S. 159, 1861 S. 682) gibt an, dass bei *L. vernum* der Pollenschlauch die Mikropyle 24—36 Stunden, nachdem der Blütenstaub auf die Narbe gebracht worden ist, erreicht. Recht interessant ist Hofmeisters (1861 S. 684) Beobachtung, nach der es bei *L. vernum* vorkommt, »dass der Pollenschlauch im Mikropyle-

kanal eine seitliche Abzweigung bildet». Leider fehlt in seiner Arbeit auf Taf. XIII die Fig. 22, auf welche er verweist.

Ich habe allerdings keine Doppelbefruchtung konstatiert, zweifle aber nicht, dass eine solche stattfindet. Die eine Synergide wird von dem Pollenschlauch zerstört. Doch erfährt die stark lichtbrechende Spitze keine Veränderung. Dasselbe fand ich bei *Limnanthes Douglasii* (Stenar 1925). *L. aestivum* und *L. vernum* gehören zu den Pflanzen, bei denen eine grosse Anzahl Endospermkerne gebildet wird (bei *L. vernum* gegen 200), ehe die Teilung der Eizelle erfolgt. Die beiden *Leucojum*-Arten haben nukleares Endosperm, das schon Hofmeister (1858 S. 159) für *L. vernum* angegeben hat. Figur 24 von *L. aestivum* zeigt einen Embryosack mit den zwei Endospermkernen, die durch die Teilung des Zentralkernes gebildet worden sind. Sie liegen, von Plasma umgeben, im unteren Teil des Embryosackes und behalten diesen Platz, wenn sie sich etwas später simultan teilen. Nicht nur die vier hierdurch entstandenen Endospermkerne, sondern auch die Kerne in dem acht- und sechzehnkernigen Endospermstadium liegen im unteren Teil des Embryosackes in einer ziemlich dicken Plasmaschicht beisammen. In der dünnen plasmatischen Wandschicht, welche die Seiten und den oberen Teil des Embryosackes bekleidet, treten erst später und allmählich Endospermkerne auf. Figur 25 von *L. vernum* zeigt einen Teil eines Embryosackes ungefähr zu dem Zeitpunkt, in dem die Teilung der Eizelle stattfindet. Die allergrösste Anzahl Endospermkerne liegt im unteren Teil des Embryosackes in einer Plasmaschicht beisammen, die ziemlich dick ist im Vergleich zu der dünnen Schicht, welche die Seiten und den oberen Teil des Sackes bekleidet und nur verstreute Endospermkerne enthält. Ein wesentlicher Grössenunterschied zwischen den Kernen im oberen und unteren Teil des Embryosackes auf Fig. 25 besteht nicht. Das in Fig. 25 abgebildete Endospermstadium ist als ein Übergangsstadium aufzufassen, denn später finden wir die Endospermkerne gleichmässig in der plasmatischen Wandschicht des Embryosackes verteilt.

Die Teilungen im Endosperm bei *Leucojum*, die nur anfangs simultan erfolgen, sind von mehreren Forschern, wie Strasburger (1880 S. 29, 30) und Buscalioni (1898 S. 321—324) studiert und abgebildet worden.

In Fig. 26 von *L. aestivum* ist der Embryo vierzellig, obwohl nur die eine der beiden untersten Zellen auf der Figur sichtbar ist. Einen etwas älteren Embryo derselben *Leucojum*-Art, an dem der Suspensor

und die Embryokugel deutlich hervortreten, bildet Hofmeister (1849 Taf. VI Fig. 20) ab.

Die Staubblätter.

Galanthus nivalis. In meinem Material vom 29. August, das von Gewächshauszüchtungen stammt, gehen noch zahlreiche Teilungen in den Staubblättern vor sich, um die Archesporzellen und die Zellen der Wandschichten zu vermehren. Die Tapetenschicht tritt schwach hervor, und ihre Zellen sind klein, isodiametrisch und einkernig. Die Wand des Pollensackes besteht wie gewöhnlich aus vier Zellschichten.

In Material, das am 10. Sept. von im Gewächshaus und am 13. Sept. von im Freien gemachten Züchtungen fixiert wurde, befindet sich der Kern in den Pollenmutterzellen in Synapsis, und die Tapetenzellen sind zweikernig. Für *Galanthus Imperati* Bertol. gibt Dahlgren (1915 S. 7) an, dass die Tapetenzellen (in Uppsala) am 15. Nov. mehrkernig sind.

Die Tetradenteilung muss im Jahre 1923 im Freien zwischen dem 13. und 24. Sept. stattgefunden haben, denn alle Staubbeutel von dem letztgenannten Datum enthalten fertige Pollentetraden; die Tetradenzellen haben eine Lage, welche vermuten lässt, dass sukzessive Pollenbildung erfolgt ist.[1] Die unmittelbar aussen vor der Tapetenschicht liegende Wandschicht ist dann zusammengedrückt und degeneriert, und die danach kommende ist gleich der Epidermisschicht. Die Tapetenzellen sind zu dieser Zeit zweikernig.

Am 1., 8., und 16. Okt. enthalten die Pollensäcke einkernige Pollenkörner.

Am 10. Dez. enthalten die Staubbeutel meist Pollenkörner mit einer vegetativen und einer generativen Zelle, doch wurden auch einkernige Pollenkörner wie auch die Teilung beobachtet, durch welche die vegetative und generative Zelle entstehen.

Die fertigen Pollenkörner sind mit einem vegetativen und einem generativen Kern versehen. Periplasmodiumbildung kommt bei *Galanthus nivalis* nicht vor.

Leucojum. Overton (1893 S. 171) hat die Chromosomenzahl für *L. vernum* bestimmt. Als diploide Anzahl fand er 24, als haploide

[1] Ich habe kürzlich festgestellt, dass diese Vermutung richtig ist. Im Freien gewonnenes Material, das am 15. Sept. 1924 in Uppsala fixiert wurde, enthielt die verschiedensten Tetradenteilungsstadien in den Pollensäcken.

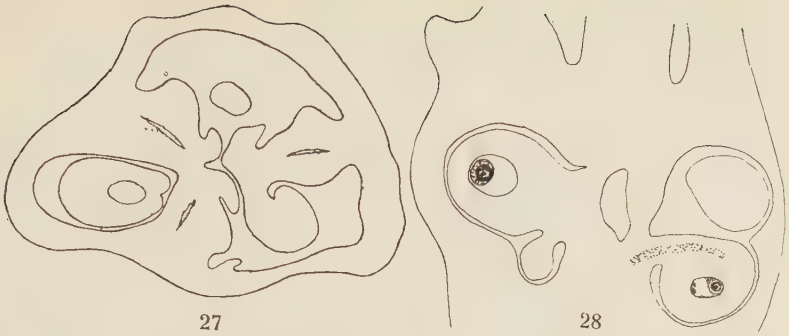


Fig. 27. *Nerine undulata.* Querschnitt durch einen Fruchtknoten. Vergr. 15: 1. Fig. 28. *Nerine filifolia.* Längsschnitt durch einen Fruchtknoten. Vergr. 30: 1.

12. Bei *L. vernum* ist also die haploide Chromosomenzahl dieselbe wie die, welche ich bei *Galanthus nivalis* gefunden habe. Dahlgren (1915 S. 7) gibt an, dass die Pollenkörner bei *L. vernum* in Uppsala am 15. November zweikernig sind.

Die Amaryllis-Gruppe.

Die Entwicklung der Samenanlagen.

Nerine. Von der Gattung *Nerine* umfasst mein Material *Nerine filifolia* Baker und *N. undulata* Herb. und stammt aus dem Kopenhagener botanischen Garten. Die letztgenannte Art wurde von mag. sc. C. A. Jørgensen fixiert. Von *Nerine filifolia* finden sich in meinem Material nur fertige Embryosäcke, von *N. undulata* ausserdem zwei- und vierkernige Säcke. Es scheint keine nennenswerte Verschiedenheit in bezug auf den Bau des Fruchtknotens und die Beschaffenheit der Samenanlage sowie des fertigen Embryosackes zwischen den beiden *Nerine*-Arten zu bestehen.

Fig. 27 zeigt einen Querschnitt durch den dreifächerigen Fruchtknoten von *Nerine undulata.* Jedes Fach enthält eine geringe Anzahl (2—3) Samenanlagen. Der Fruchtknoten von *Nerine filifolia* enthält im ganzen ungefähr 8 Samenanlagen. Bei *Nerine undulata* habe ich ausnahmsweise zweifächerige Fruchtknoten mit 2 Samenanlagen in jedem Fach angetroffen. Fig. 28 zeigt einen Längsschnitt durch den Fruchtknoten von *Nerine filifolia.* Die Samenanlagen sind anatrop und apotrop. Die Mikropyle ist nach innen, mehr oder weniger schräg zur Blütenachse gerichtet.

Die zwei- und vierkernigen Embryosäcke von *Nerine undulata* zeigen keine Besonderheit und sind von demselben Typus wie z. B. bei *Galanthus nivalis*. In dem fertigen Embryosack (Fig. 29) ist der Eiapparat ziemlich klein und ebenso der Zentralkern, der unmittelbar oberhalb der Antipoden in dem grossen plasmaarmen Embryosack liegt. Der Kern der Eizelle liegt, von Plasma umgeben, im unteren Teil der Zelle, während eine Vakuole den oberen einnimmt. Der untere Teil der Synergide ist mit Plasma gefüllt, und hier liegt der Kern. Der obere, spitze Teil der Synergide ist stark lichtbrechend und wird intensiv von Lichtgrün gefärbt. Das Plasma ist hier in Zellulose verwandelt, aber eine deutliche Streifung in den Synergidenspitzen habe ich nicht gesehen. Im oberen Teil der Synergide beobachtete Strasburger (1878a S. 33, 36, 38, 41, 42, 45) oft eine homogene, lichtbrechende, gegen das Plasma scharf abgesetzte »Kappe», die nicht gestreift war. Habermann (1906 S. 304) hebt hervor, dass der Fadenapparat auf ungefärbten Schnitten und bei frischem Material meist dieses Aussehen hat, dass aber, sobald die Schnitte von fixiertem Material mit Safranin-Gentianaviolett-Orange gefärbt worden sind, die netzartige Struktur deutlich beobachtet werden kann. Bei vielen Pflanzen kann man bemerken, dass die Synergidenspitzen homogen und stark lichtbrechend sind, was auf einer Verwandlung des Plasmas in Zellulose beruht. Dagegen nimmt die Spitze nicht immer eine streifige oder netzartige Struktur an, nicht einmal bei gefärbtem und fixiertem Material. Ich bin deshalb der Ansicht, dass kein grösserer Unterschied zwischen Strasburgers Terminus »Synergidenkappe» und der Bezeichnung »Fadenapparat» besteht.

Die drei Antipoden, die nebeneinander liegen, erreichen bei *Nerine* eine auffallende Entwicklung. Ich habe tatsächlich niemals einen Vertreter der Familie *Amaryllidaceae* mit so kräftig ausgebildeten Antipoden gesehen. Ihre Länge beträgt wenigstens ein Drittel des Embryosackes. Fig. 30 zeigt die drei Antipodenzellen im Querschnitt. Ihr Plasma ist homogen oder enthält kleine Vakuolen. Jeder Antipode ist mit einem grossen Kern versehen, dessen chromatische Substanz das charakteristische Aussehen hat, welches Fig. 30 zeigt.

Ein einziges Mal wurden in einer Samenanlage bei *Nerine filifolia* zwei fertige Embryosäcke nebeneinander beobachtet. In diesem Fall liesse sich denken, dass eine unechte Polyembryonie entstehen könnte (vgl. Ernst 1918 S. 437).

Die Samenanlagen, welche fertige Embryosäcke enthalten, geben keinen sicheren Aufschluss darüber, wie es sich mit Integumenten bei

30

31

29

Fig. 29. *Nerine filifolia.* Befruchtungsreifer Embryosack. Eine Synergide und ein Antipode nicht eingezeichnet. Vergr. 330: 1. Fig. 30. *Nerine filifolia.* Querschnitt durch den unteren Teil des Embryosackes, die drei grossen Antipodenzellen mit ihren voluminösen Kernen zeigend. Vergr. 330: 1. Fig. 31. *Vallota purpurea.* Übersichtsbild einer Samenanlage mit befruchtungsreifem Embryosack. Ein Antipode auf der Fig. nicht sichtbar. Vergr. 60: 1.

Nerine verhält. Von *Nerine undulata* standen mir, wie oben bemerkt, etwas jüngere Stadien zur Verfügung, und die Samenanlagen, welche zwei- und vierkernige Embryosäcke enthalten, zeigen, dass diese Art ein einziges, dickes Integument hat. Schon wenn der Embryosack zweikernig ist, ist die Mikropyle geschlossen, aber zwischen Nuzellus und Integument ist eine enge Verwachsung bereits weit fortgeschritten. Später, wenn der Embryosack fertig ist, sind die Ränder des Integumentes miteinander verwachsen, so dass die Mikropyle nicht mehr wahrnehmbar ist, und die Verwachsung zwischen dem Nuzellus und dem Integument ist so vollständig, dass man, wenn man nicht die jüngeren Entwicklungsstadien studiert hätte, glauben könnte, die Samenanlage habe kein Integument.

Ein einziges Integument wie bei *Nerine* kommt nach Hofmeister (1858 S. 160, 1861 S. 662) bei einigen anderen Repräsentanten dieser Gruppe, nämlich bei *Amaryllis*-Arten, z. B. *Amaryllis Belladonna* und bei *Brunswigia minor* vor. Die letztgenannte war jedoch nicht mit Sicherheit bestimmt. Brandza (1891), der die Samenschale bei u. a. *Amaryllis* untersucht hat, schreibt jedoch über die Samenanlagen bei den von ihm untersuchten *Amaryllideen* (l. c. S. 15): »Les ovules, anatropes, ont deux téguments.»

Schon Hofmeister (1861 S. 662) macht darauf aufmerksam, dass das sehr dicke Integument bei *Brunswigia minor* grüne Farbe hat und dass sich *Amaryllis Belladonna* ebenso verhält. Später berichtet Goebel (1923 S. 1489—1490) ausführlich über »die assimilierende Samenschale» und die Samenbildung bei *Nerine curvifolia*. Er fand u. a., dass sich in jedem der drei Fächer nur eine Samenanlage zu Samen entwickelt und dass sich das Integument nach der Befruchtung stark vergrössert und reichlich Chlorophyll bildet. Auf der Aussenseite ist es mit ziemlich zahlreichen gut entwickelten Spaltöffnungen versehen. Das Integument dient als Assimilations- und Speichergewebe. Der Embryo ist zu dem Zeitpunkt, in dem die Frucht sich öffnet, klein und undifferenziert, wächst aber dann rasch ohne Wasserzufuhr von aussen. Das Endosperm ist nur unbedeutend entwickelt. Der Embryo macht keine »autonome» Ruheperiode durch.

Vallota purpurea. In dem dreifächerigen Fruchtknoten sitzen die Samenanlagen zahlreich in zwei Längsreihen in jedem Fach. Mein Material, das aus dem Kopenhagener botanischen Garten stammt und von Herrn mag. sc. C. A. Jørgensen fixiert wurde, enthält nur Samenanlagen mit fertigen Embryosäcken. Die Samenanlage ist anatrop mit zwei Integumenten (Fig. 31). Das innere Integument ist zwei Zellschichten dick, und oben sind die Zellen der inneren Schicht

kräftig in radialer Richtung verlängert, so dass die Spitze ziemlich dick wird. Das äussere Integument, das auf dem der Raphe zugekehrten Teil der Samenanlage schwach in Form einer vorspringenden Kante ausgebildet ist, besteht auf der entgegengesetzten Seite aus 4—5 Zellschichten. Oberhalb des äusseren Integumentes befindet sich an dem Funiculus eine Ausbuchtung, die als Obturator dienen dürfte. Der fertige Embryosack ist plasmaarm. Die Eizelle ist von gewöhnlicher Beschaffenheit. In den Synergiden liegt der Kern in dem unteren, plasmagefüllten Teil, während die Spitzen lichtbrechend sind und Zellulosereaktion geben. Sie sind mit einem Fadenapparat ausgebildet. Im Plasma, unmittelbar oberhalb der drei ziemlich grossen Antipodenzellen, liegt der Zentralkern. Die Antipoden wie der ganze Embryosack haben dieselbe Beschaffenheit wie z. B. bei *Haemanthus*.

Kürzlich wurde meine Aufmerksamkeit durch die Arbeit von Svedelius (1924) auf folgenden Umstand gerichtet, der von historischem Interesse ist: »In seiner i. J. 1760 der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften in Petersburg eingereichten Abhandlung »Sexus plantarum» schildert Linné ausführlich, was er über den Befruchtungsvorgang bei einer *Amaryllis*[1] beobachtet hat, woraus hervorgeht, dass er das Keimen der Blütenstaubkörner und das Herabwachsen des Pollenschlauches durch den Griffel gesehen hat. Er hatte nämlich bemerkt, dass nach dem Ausschütteln des Blütenstaubes über die Narbe zuletzt feine Kanäle oder opake Streifen langsam von der Narbe nach den Samenanlagen hinabkriechen.»

Die Staubblätter.

Nur über die Staubblätter bei *Nerine filifolia* kann ich einige Mitteilungen machen. Die mehrkernigen Tapetenzellen persistieren noch, wenn die Pollenkörner zweikernig sind, und bilden kein Periplasmodium. Die fertigen Pollenkörner sind mit einem grossen vegetativen und einem kleinen generativen Kern versehen.

Die diploide Chromosomenzahl 22 ist für *Nerine rosea* durch Müllers (1912) Untersuchung über die Kernteilung in Wurzelspitzen bekannt. Die Chromosomen sind von verschiedener Grösse.

Die Zephyranthes-Gruppe.

Betreffs der hierhergehörigen Gattungen liegen einige embryologische Angaben über *Atamosco texana* Greene (*Zephyranthes texana*)

[1] In Linnés Arbeit (Linnæus 1908), die mir kürzlich zugänglich wurde, wird angegeben, dass die *Amaryllis*-Art *A. formosissima* ist. Diese ist synonym mit *Sprekelia formosissima* (siehe Index Kewensis), die in Engler-Prantl (1888) zu der *Pancratium*-Gruppe gehört.

von Lula Pace (1913) und über *Cooperia Drummondii* von Margaret B. Church (1916) vor. Ich selbst kann nur einige kurze Notizen über *Zephyranthes rosea* Lindl. geben. Mein Material stammt aus den botanischen Gärten zu Uppsala und Kopenhagen.

Zephyranthes rosea. In dem dreifächerigen Fruchtknoten sitzen die anatropen, bitegmischen Samenanlagen zahlreich in zwei längsgerichteten Reihen in jedem Fach. In Samenanlagen, welche fertige Embryosäcke enthalten, ist das äussere Integument auf der der Raphe abgekehrten Seite der Samenanlage ca. sechs Zellschichten dick; auf der Funikularseite ist es schwach ausgebildet. Das innere Integument besteht aus zwei Zellschichten. Das äussere nimmt nicht an der Bildung der Mikropyle teil. Der fertige Embryosack hat völlig denselben Bau und die gleiche Beschaffenheit wie bei *Vallota purpurea*. Der Embryo ist mit einem ziemlich kurzen, breiten Suspensor versehen (Fig. 32).

32

Fig. 32. *Zephyranthes rosea*. Embryo. Vergr. 190: 1.

Die fertigen Staubbeutel enthalten zahlreiche Pollenkörner, deren Exine eine feingezackte Skulptur aufweist. Die reifen Pollenkörner enthalten einen kleinen generativen und einen grossen vegetativen Kern.

Atamosco texana. Unter Hinweis auf Lula Pace's (1913) ausführliche Beschreibung will ich nur in Kürze die allerwichtigsten der interessanten Resultate erwähnen, zu denen ihre Untersuchung über diese Pflanze geführt hat. Aus ihrer Taf. XIII Fig. 4 geht hervor, dass die Samenanlagen wie bei *Zephyranthes rosea* bitegmisch sind. Der Pollen ist normal, und die haploide Chromosomenzahl ist 12. Die Entwicklung von der Embryosackmutterzelle zum Embryosack erfolgt sehr schnell. Pace schreibt (l. c. S. 385): »The buds appear at the surface of the soil one day with the mother cell undivided and the flowers are open the next and usually last only one day; so the whole development must go on very rapidly.» Die Entwicklung des achtkernigen Embryosackes folgt dem *Antennaria*-Schema (Holmgren 1919). Bei der dritten Teilung im Embryosack konnte Pace in Anaphasen in jedem Ende der Spindeln 24 Chromosomen zählen, also die diploide Chromosomenzahl. Die Synergiden sind wie bei *Zephyranthes rosea* mit einem Fadenapparat versehen. Zwei Spermakerne gelangen mit dem Pollenschlauch in den Embryosack. Der eine vereinigt sich mit den zwei Polkernen, der andere,

der in die Eizelle eindringt, verschmilzt nie mit deren Kern, sondern degeneriert während ihrer Teilung. Die diploide Eizelle scheint nicht befruchtungsfähig zu sein.

Bezüglich des Endosperms verdient folgendes Beachtung (Pace 1913 S. 379), was eine erneute Untersuchung über die Endospermbildung bei *Atamosco* wünschenswert macht: »In another sac the male nucleus lies directly in front of the egg nucleus, but is not in contact with it, while the primary endosperm nucleus of this sac has completed the first division. Here the wall has formed, but it quickly disappears, for the endosperm contains many nuclei before permanent walls appear.» Es erscheint nicht unmöglich, dass ein basales Endosperm vorhanden sein könnte, aber in den Embryosäcken, welche, wie sie betont (Pace 1913 S. 376), sehr gross sind, übersehen worden ist. Zu dem Zeitpunkt, in dem Spermakerne in dem Embryosack angetroffen werden, liegt der primäre Endospermkern ganz oberhalb der Antipoden (Pace S. 379). Nur um die Notwendigkeit hervorzuheben, in solchen Fällen bei Feststellung des Endospermtypes die grösste Vorsicht zu beobachten, will ich darauf hinweisen, dass bei den meisten Pflanzen mit basalem Endosperm der primäre Endospermkern im unteren Teil des Embryosackes liegt.

Nach meinen eigenen Beobachtungen über *Zephyranthes rosea,* kann ich nicht entscheiden, ob diese Art ein basales Endosperm besitzt oder nicht, da die untersuchten Endospermstadien zu alt waren; aber ich will doch bemerken, dass in meinen Schnittserien, welche alte Endospermstadien umfassten, nichts wahrgenommen werden konnte, was auf das Vorkommen eines basalen Endosperms hindeutete.

Wenn Pace's Angabe über die Endospermbildung bei *Atamosco texana* zutrifft, ist der Typ höchst interessant, da er den Übergang von dem rein nuklearen zu dem basalen Endosperm in der Familie vermittelt.

Cooperia Drummondii. Die Samenanlage ist mit zwei Integumenten versehen. Dies ergibt sich aus Taf. XXII Fig. 3 in Margaret Church's Arbeit (1916) und aus ihrer Bemerkung S. 399: »At this time the integuments of the ovule are not visible.» Die Samenanlage ist tenuinuzellat. Die Entwicklung des achtkernigen Embryosackes erfolgt nach dem *Lilium*typ. Church scheint der Ansicht zu sein, dass der *Lilium*typ der in der Familie *Liliaceae* vorherrschende ist. Sie schreibt S. 399: »Megaspore formation takes place in the way usual for the *Liliaceae*. The archesporial cell becomes directly the one-celled stage of the embryo sac.» Wie ich in einem noch nicht

veröffentlichten Aufsatz teils auf Grund eigener Untersuchungen, teils auf Grund der in der Literatur vorliegenden Angaben gezeigt habe, ist es nicht richtig, den *Lilium*typ als den bei *Liliaceae* vorherrschenden Embryosacktyp anzusehen. Es finden sich innerhalb der Familie ziemlich viele Embryosacktypen, am gewöhnlichsten aber dürfte die Entwicklung nach dem Normaltyp sein. Dies geht schon aus der kurzen Zusammenfassung im allgemeinen Teil über die Embryosackentwicklung bei *Liliiflorae* hervor.

Margaret Church gibt an, dass das Endosperm bei *Cooperia Drummondii* nuklear ist. Der Embryo wird beschrieben und abgebildet. Der Suspensor besteht aus 1 oder 2 Zellen.

Die Crinum-Gruppe.

Von Hofmeister (1861), Goebel (1889) u. a. liegen mehrere, teilweise recht interessante Angaben über die Embryologie bei einigen *Crinum*-Arten vor. Margaret Farrel (1914) untersuchte die Samenanlage und den Embryo bei *Cyrtanthus sanguineus*. Ich selbst hatte Gelegenheit, die Entwicklung der Samenanlage bei einigen Arten der ersteren Gattung zu studieren. Leider konnte ich die Entwicklung nach der Befruchtung nicht verfolgen. Die frühe Embryosackentwicklung bei *Crinum* war bisher unbekannt. Im Zusammenhang mit meinen Beobachtungen über den Embryosacktyp konnte ich die Beschaffenheit der Samenanlage untersuchen, die wegen des Fehlens von Integumenten unter den Monokotyledonen fast alleinsteht. Mein Material stammt teils aus dem »Palmenraum» des hiesigen botanischen Gartens (*Crinum latifolium* L., *C. longifolium* Roxb.), teils aus dem Gewächshaus des botanischen Gartens in Lund (*Crinum amabile* Donn), teils endlich aus dem Kopenhagener botanischen Garten (*Crinum Powelli* Hort. = *C. longifolium* × *C. Moorei*. Siehe Holzhausen 1924 S. 270).

Die Entwicklung der Samenanlagen.

Cyrtanthus sanguineus. Aus Margaret Farrel's Arbeit (1914) zitiere ich folgendes: »The ovules are campylotropous. In an ovary of about 12 ovules only 6 or 7 develop to maturity (S. 428) . . . Some of the ovules which were killed in the early stages were examined and found to contain an embryo sac of the lily type. The antipodals, synergids and egg showed no departures from this type in the mature stage of the gametophyte; the development up to this stage

was not seen (S. 430) . . . The amount of endosperm in the seeds of *Cyrtanthus* is very great in proportion to the size of the embryo» (S. 433). Ausserdem hat sie den Gefässbündelverlauf in dem Fruchtknoten studiert und den Embryo abgebildet und beschrieben. »In an older embryo the sheath is differentiated into a longer and a shorter side, the appearance and vascular anatomy of which give the distinct impression of two cotyledons» (S. 434).

Die Angabe von Farrel, dass die Embryosackentwicklung bei *Cyrtanthus* »seems to follow the regular *Lilium* type» (l. c. S. 434), ist von geringem Wert und bedarf der Nachprüfung. Sie macht keine Angaben über Integumente oder den Endospermtyp.

Cyrtanthus parviflorus. Taylor (1925) hat kürzlich auf Grund von Studien über Teilungen in Wurzelspitzenzellen die diploide Chro mosomenzahl bei dieser Art zu 16 angegeben.

Crinum. Hofmeister (1861) hat *Crinum variabile* und *C. capense* untersucht und fügt zahlreiche Figuren bei. Er sagt (S. 659—660) u. a.: »Den Eichen der *Paniceen* gleichartig, aber minder stark gekrümmt sind die von *Crinum*; der Bogen beträgt nur 90° bei *Crinum variabile*, etwa 120° bei *Cr. capense*.» Er betrachtet fehlerhafterweise die Samenanlagen bei den *Crinum*-Arten als unitegmisch (S. 662), bemerkt jedoch in einer Anmerkung, dass nach Prillieux (Ann. sc. nat. IV, S. IX, 101) die Samenanlage bei *Crinum* kein Integument hat und dass ihm die frühen Stadien, die allein entscheidende Beweise für den Bau der Samenanlage liefern können, nicht zur Verfügung gestanden hätten. Hofmeisters Auffassung über das Integument bei *Crinum* dürfte der Ansicht von Coulter u. Chamberlain (1915) zugrunde liegen, die in ihrem Lehrbuch »Morphology of Angiosperms» sagen (S. 53): »Two integuments seem to be the rule among Monocotyledons, the only recorded exception we have noted being *Crinum*, although, doubtless, there are others.» Auf alle Fälle behandeln sie *Crinum* nicht unter den Pflanzen, welche kein Integument haben.

Die Anzahl Antipoden (»Gegenfüsslerzellen») gibt Hofmeister (1861) für *Crinum variabile* und *C. capense* zu drei an, bisweilen aber fänden sich nur zwei (S. 677). Wie für *Leucojum vernum* bemerkt er, dass auch bei *Crinum capense* der Pollenschlauch in der Mikropyle einen Seitenzweig bildet (S. 684). Der Embryo ist mit einem ziemlich kurzen Suspensor versehen (Taf. XIV., 9 b, 11). Über das Endosperm und seine Entwicklung erfahren wir u. a. (S. 706—707): »Das Wachstum des Endosperms, welches in ca. 50 Tagen von 2

mm Durchmesser bis auf 18 mm Durchmesser zunimmt, sprengt nach einiger Zeit die Eihülle, endlich auch die Kapselwand. Noch bevor das Integument völlig zerstört wird, tritt in den peripherischen Zellen des Endosperms Chlorophyll auf; in geringer Menge zwar, aber hinreichend der Aussenfläche des Endosperms eine blassgrüne Farbe zu geben. Bei weiterer Entwicklung des Samens erstreckt sich die Chlorophyllbildung ziemlich tief ins Endosperm hinein, etwa bis in die zehnte Lage von Zellen, von der Peripherie nach innen gezählt.»

Eine bessere und ausführlichere Beschreibung der Endospermentwicklung hat Goebel (1889 S. 128—132) für *Crinum asiaticum* gegeben. Der Fruchtknoten enthält bei dieser Art sechs Samenanlagen (zwei in jedem Fach), von denen sich nicht selten nur eine einzige zu Samen entwickelt. Er beschreibt die Samenanlagen richtig als integumentlos. Über das Endosperm sagt er u. a.: »Nach der Befruchtung wächst, wie gewöhnlich, der Embryosack heran und füllt sich mit Endosperm, das zunächst als Wandbelag gebildet wird. . . Das Endosperm füllt schliesslich den Embryosack aus. Derselbe ist schon zur Zeit der Befruchtung teilweise nur von einer oder wenigen Zelllagen des Samenknospengewebes bedeckt, namentlich an der Stelle der stärksten Krümmung der Samenanlage. Diese Zellagen werden bei dem fortschreitenden Wachstum des Endosperms bald zerdrückt und zerstört, das Endosperm tritt so aus der Samenanlage hervor, direkt an die Innenwand des Fruchtknotens anstossend. Bei weiterer Vergrösserung desselben wird das Gewebe der Samenknospe grösstenteils zerstört, man kann es an Samenknospen mittlerer Entwicklung nur noch an der Anheftungsstelle nachweisen. Der Vergrösserung des nackten Endosperms, aus welchem jetzt, abgesehen vom Embryo und den oben erwähnten spärlichen Resten der Samenanlage, der Samen besteht, setzt die Fruchtknotenwand, welcher es anliegt, kaum ein Hindernis entgegen, da sie aus weichem, schwammigem, leicht zusammendrückbarem Gewebe besteht. Dieses sonderbare Endosperm — sonderbar schon deshalb, weil der Name Endosperm, da es ja nicht innerhalb des Samens ist, gar nicht darauf passt — zeigt zwei weitere Eigentümlichkeiten: die, dass es in seiner peripherischen Region Chlorophyll bildet, und also wohl auch zur Assimilation befähigt ist, und die, dass sein Dickenwachstum vor allem in der Peripherie vor sich geht . . . Später bildet das Endosperm an seiner Peripherie Kork.»

Auch *Crinum longifolium* stimmt bezüglich der Endospermentwicklung mit *Crinum asiaticum* überein (Rendle 1902).

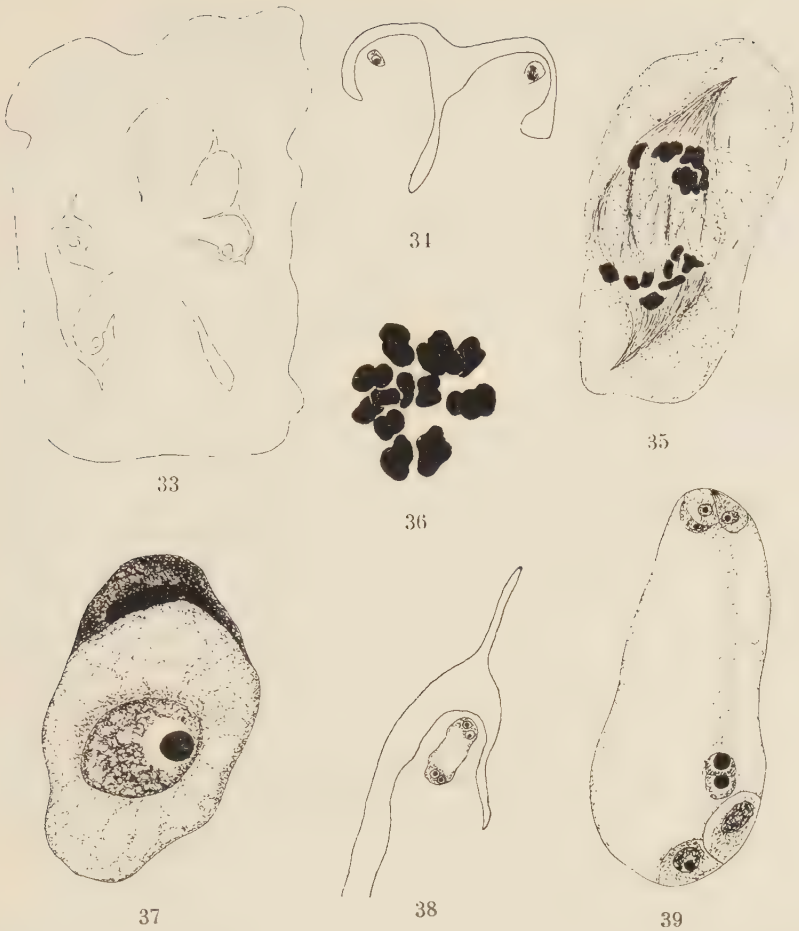


Fig. 33—39. *Crinum latifolium*. Fig. 33. Querschnitt durch einen Fruchtknoten. Vergr. 15: 1. Fig. 34. Längsschnitt. Übersichtsbild. In den Samenanlagen sieht man E. M. Z. Vergr. 40: 1. Fig. 35. E. M. Z., deren Kern sich in einem Anaphasestadium der heterotypischen Teilung befindet. Vergr. 600: 1. Fig. 36. Metaphasenplatte von der heterotypischen Kernteilung in der E. M. Z. Vergr. 1350: 1. Fig. 37. Oberhalb des einkernigen Embryosackes ist eine degenerierte Zelle sichtbar, höchst wahrscheinlich die obere Dyadenzelle. Vergr. 600: 1. Fig. 38. Vierkerniger Embryosack in der integumentlosen Samenanlage. Vergr. 40: 1. Fig. 39. Nahezu befruchtungsreifer Embryosack. Von dem dritten Antipoden ist auf der Figur nichts zu sehen. Vergr. 120: 1.

Nach diesen Auszügen aus den wichtigsten Arbeiten, welche die embryologischen Verhältnisse bei *Crinum* behandeln, gehe ich zu einer Beschreibung meiner eigenen Beobachtungen über.

Crinum latifolium. Aus allen angefertigten Querschnittserien geht hervor, dass bei dieser Art zwei Fruchtblätter einen zweifächerigen Fruchtknoten mit in jedem Fach zwei nebeneinander befind-

lichen Samenanlagen bilden (Fig. 33). Sonst zeichnen sich, wie bekannt, die *Amaryllideen* durch drei Fruchtblätter aus, die einen dreifächerigen, bisweilen einfächerigen Fruchtknoten bilden; bei der *Eucharis*-Gruppe abortieren mitunter 1—2 der Fächer (Engler-Prantl 1888 S. 97, 99, 110, 111). Wie oben bemerkt, fand ich bei einem Vertreter der *Amaryllis*-Gruppe, nämlich bei *Nerine undulata*, ausnahmsweise zweifächerige Fruchtknoten.

Die Samenanlagen strecken sich anfangs in den Fruchtknotenfächern gerade aufwärts, biegen sich aber später um. Die Umbiegung erreicht gegen 90°—120°. Integumente fehlen völlig (Fig. 34, 38). Die einzige subepidermale Archesporzelle wird direkt zur Embryosackmutterzelle, ohne eine Deckzelle abzutrennen. Obgleich völlig mediane Schnitte sehr schwer zu erhalten sind, scheint mir also *Crinum latifolium* tenuinuzellat zu sein. Fig. 34 zeigt ein Übersichtsbild über zwei Samenanlagen, die je eine Embryosackmutterzelle enthalten, bei denen sich der Kern der einen in heterotypischer Teilung befindet. Eine heterotypische Spindel in Anaphase ist auf Fig. 35 abgebildet. Die Spindel ist S-förmig gebogen, und die haploide Chromosomenzahl beträgt, nach diesem Anaphasenstadium zu urteilen, ungefähr 12 (nur die Chromosomen, die mit auf einen Schnitt gekommen sind, sind in Fig. 35 abgebildet). Einmal wurde eine heterotypische Spindel in der Samenanlage, die sich in Metaphase befand, im Querschnitt getroffen, und alle Doppelchromosomen kamen auf einen Schnitt (Fig. 36). Aus dieser Metaphasenplatte geht hervor, dass die haploide Chromosomenzahl sehr wahrscheinlich 12 ist. In den zwei Fällen, in denen ich eine heterotypische Spindel in Anaphase beobachtet habe, war allerdings keine Zellplatte vorhanden. Wahrscheinlich werden indes als Resultat der heterotypischen Teilung zwei Zellen gebildet, denn zahlreiche Bilder von dem Aussehen, wie Fig. 37 es zeigt, kommen in meinen Präparaten vor. Ich betrachte eine Entwicklung nach dem *Scilla*-Typ (Palm 1915) als sehr wahrscheinlich für *Crinum latifolium*. Die 2-, 4- (Fig. 38) und 8-kernigen Embryosäcke bieten nichts Besonderes. Die untere der zwei durch die heterotypische Teilung entstandenen Zellen konstituiert den Embryosack. Fig. 39 zeigt einen fast fertigen Sack. Die Eizelle ist von gewöhnlichem Typ. Im Plasma der Synergiden finden wir keine Vakuolenbildung. Der Kern liegt im unteren Teil der Synergide. Ihre Spitze ist mit einem schön ausgebildeten Fadenapparat versehen. Zwei Polkerne liegen dicht nebeneinander, jeder mit einem grossen Nukleolus. Sie liegen unmittelbar oberhalb der drei ziemlich grossen

Fig. 40. *Crinum longifolium.* Querschnitt durch den Fruchtknoten. Die äussere Fruchtknotenwand wegpräpariert. Vergr. 12: 1. Fig. 41. *Crinum longifolium.* Längsschnitt durch die Plazenta. Vergr. 12: 1. Fig. 42. *Crinum Powellii.* Teil eines Längsschnittes durch einen Fruchtknoten. Vergr. 12: 1.

Antipodenzellen. Jede von diesen enthält einen grossen, chromatinreichen Kern. Von dem Eiapparat führt ein Plasmastrang in dem plasmaarmen Embryosack zu den Polkernen.

Crinum longifolium. Fig. 40 zeigt einen Querschnitt durch den Fruchtknoten, welcher dreifächerig ist. Die äussere Fruchtknotenwand ist jedoch wegpräpariert. Die Plazenten sind gross und in jedem Fach T-förmig geteilt. Jeder der beiden Plazentenzweige in einem Fruchtknotenfach trägt eine geringe Anzahl Samenanlagen, die keine Integumente haben. Fig. 41 zeigt einen Längsschnitt durch

die Plazenta. Wahrscheinlich erfolgt die Embryosackausbildung auch bei dieser Art nach dem *Scilla*-Schema. Mitunter fand ich zwei Embryosäcke in einer Samenanlage.

Crinum Powelli und C. amabile. Fig. 42 stellt einen Teil eines Längsschnittes durch den Fruchtknoten von *Crinum Powelli* dar. Die Samenanlagen haben keine Integumente, was ich auch bei *Crinum amabile* beobachtet habe.

Die Staubblätter.

Nur bei *Crinum latifolium* habe ich einige Beobachtungen gemacht. Aus Diakinesestadien in dem Kern der Pollenmutterzellen liess sich die haploide Chromosomenzahl nicht sicherer als zu 10—12 bestimmen. Die Pollenbildung folgt dem sukzessiven Typ. In späteren Stadien ist das Pollenkorn mit einer vegetativen und einer linsenförmigen generativen Zelle versehen. Die fertigen Pollenkörner enthalten einen grossen vegetativen und einen kleinen generativen Kern. In diesem Stadium befinden sich die wenigen Pollenkörner, die ich in Staubbeuteln zurückgeblieben fand, welche mit einer Längsspalte aufgesprungen sind und in denen die fibröse Wandschicht gut ausgebildet ist.

Auf dem Querschnitt durch Staubbeutel, welche Pollentetraden enthalten, ragen die Tapetenzellen weit in die Antherenfächer hinein, sind schmal, zweikernig und besitzen grosse Vakuolen. Später, wenn die Pollenkörner zweikernig sind, werden die Tapetenzellen platt und zusammengedrückt und beginnen allmählich zu degenerieren. Ihre zwei Kerne lassen sich ziemlich lange wahrnehmen. In Staubbeuteln, die sich geöffnet haben, ist von den Tapetenzellen nichts übrig. Ein Periplasmodium wird nicht gebildet.

Die Ixiolirion-Gruppe.

Von dieser Gruppe, welche nur die Gattung *Ixiolirion* umfasst, habe ich *Ixiolirion montanum* Herb. untersucht, das jährlich im botanischen Garten zu Uppsala im Freien blüht und Frucht ansetzt. An Fruchtknoten von vollentwickelten Blüten und Postflorationsstadien muss die Fruchtknotenwand vorsichtig wegpräpariert werden, damit man gute Präparate erhält.

Die Entwicklung der Samenanlagen.

In jedem der drei Fächer des Fruchtknotens sitzen die anatropen Samenanlagen in zwei längsgerichteten Reihen, deren jede ungefähr fünf Samenanlagen enthält.

In den jüngsten beobachteten Samenanlagen war die Archesporzelle von einer Deckzelle bedeckt und die Samenanlage schon recht kräftig umgebogen. Von den Integumenten tritt zu diesem Zeitpunkt das innere deutlich hervor, aber von dem äusseren ist noch kaum etwas zu bemerken (Fig. 43). Die Deckzellenverhältnisse, wie sie auf medianen Längsschnitten erscheinen, sind aus Fig. 44, 45 und 46 ersichtlich. Die Samenanlage bei *Ixiolirion* ist crassinuzellat. Die Embryosackmutterzelle wird, wenn sie eine heterotypische Spindel enthält, von ein oder zwei Deckzellen bedeckt (Fig. 44). Recht gewöhnlich ist, dass sich eine oder mehrere Zellen der Nuzellusepidermis durch perikline Wände teilen (Fig. 43, 46).

Wenn die Tetradenteilung in der Samenanlage vor sich geht, ist diese anatrop, und die Integumente reichen bis oder ein wenig über die Nuzellusspitze. Auf der Funikularseite ist dann noch keine Andeutung des äusseren Integumentes sichtbar. Das innere Integument ist zwei Zellschichten, das äussere 3—4 Zellschichten dick (Fig. 44). Eine normale Tetradenteilung findet statt, von der Fig. 44—46 einige Stadien zeigen. Bei der homotypischen Teilung ist es am gewöhnlichsten, dass die Spindel in der oberen Dyadenzelle schräg liegt. Die Tetrade besteht aus vier einkernigen Megasporen (Fig. 46), von denen die drei oberen degenerieren. In recht vielen Samenanlagen fand ich die zwei unteren Megasporen unverändert, während die zwei oberen degeneriert waren. Die chalazale Tetradenzelle konstituiert jedoch immer den Embryosack.

Wenn die Samenanlage einen einkernigen Embryosack enthält, tritt das äussere Integument auch an der Funikularseite hervor, aber nur in Form einer breiten Kante.

Fig. 47 zeigt eine Samenanlage, die einen fertigen, unbefruchteten Embryosack enthält, sowie den oberen Teil der Integumente zu diesem Zeitpunkte. Der Embryosack füllt den oberen Teil des Nuzellus und ist an der Spitze nur von der Nuzellusepidermis bedeckt. Die Eizelle ist im unteren Teile mit Plasma versehen, und hier liegt der Kern; der obere und grössere Teil wird von einer Vakuole eingenommen. Die Eizelle ist etwas kleiner als die Synergiden. Diese sind birnenförmig, und ihr unterer und mittlerer Teil

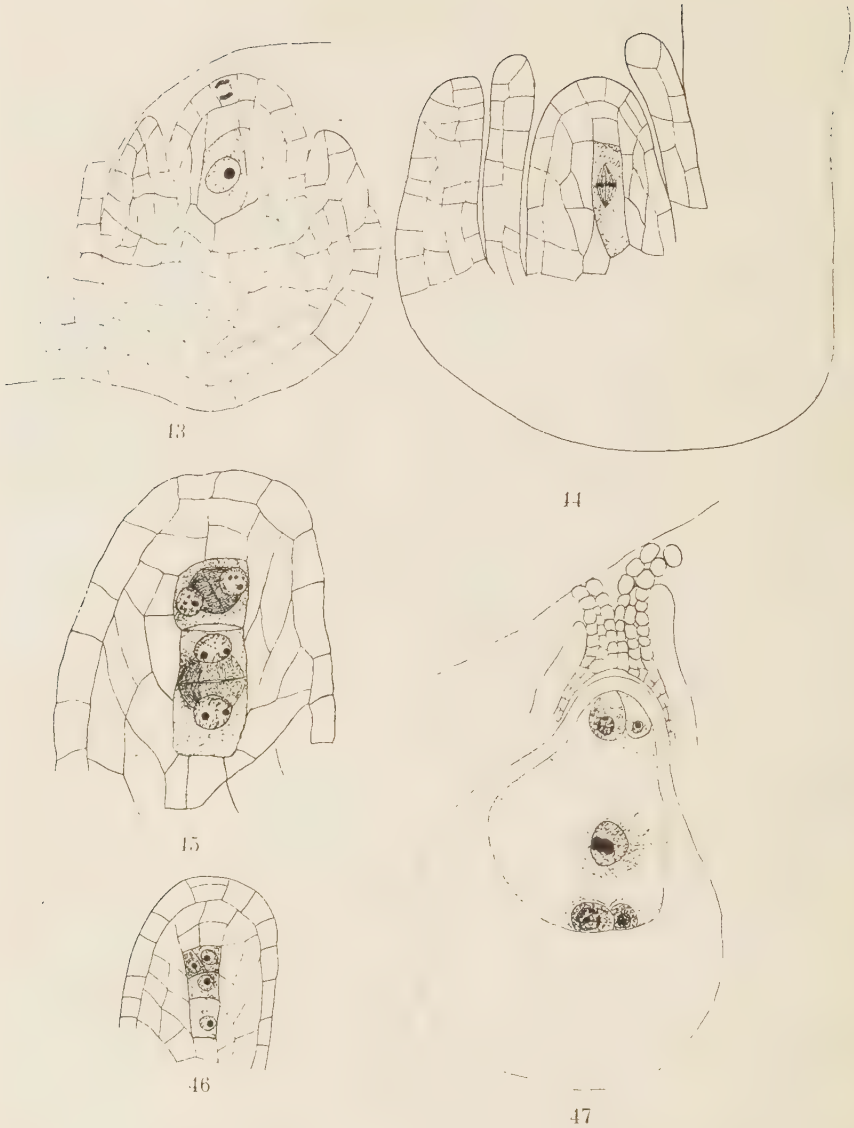


Fig. 43—47. *Ixiolirion montanum*. Fig. 43. Junge Samenanlage. Oberhalb der Archesporzelle eine Deckzelle. Vergr. 330: 1. Fig. 44. Samenanlage zur Zeit der heterotypischen Kernteilung in der E. M. Z. Vergr. 265: 1. Fig. 45. Die homotypische Teilung in der Samenanlage. Vergr. 450: 1. Fig. 46. Tetrade. Vergr. 265: 1. Fig. 47. Fertiger Embryosack im Nuzellus. Die Spitze der Integumente schematisch abgebildet. Ein Antipode und eine Synergide auf der Fig. nicht sichtbar. Vergr. 80: 1.

sind von einem dichten homogenen Plasma gefüllt. Die Spitzen sind stark lichtbrechend und werden intensiv von Lichtgrün gefärbt. Sie sind also mit einem Fadenapparat ausgebildet, der jedoch bei dieser

Pflanze nie irgend welche Andeutung von Streifung zeigt. Der chromatinreiche Kern der Synergide ist grösser als der der Eizelle und liegt im unteren Teil. Die beiden Polkerne sind zu einem grossen Zentralkern vereinigt, der mit einem oder zwei Nukleolen versehen ist. Der Zentralkern liegt in der unteren Hälfte des Embryosackes, ein Stück oberhalb der drei grossen, einkernigen Antipodenzellen, deren Kern gross und chromatinreich ist. Vor der Befruchtung ist das Plasma der Antipodenzellen dicht und homogen. Um den Zentralkern findet sich reichlich Plasma, im übrigen aber ist der Embryosack ziemlich plasmaarm.

Die Ausbildung der Integumente der Samenanlagen, die je einen fertigen Embryosack enthalten, ist besonders bemerkenswert (Fig. 47). Das äussere Integument ist kürzer als das innere und nimmt überhaupt nicht an der Bildung der Mikropyle teil, die nur von dem inneren Integument gebildet wird. Die Spitze des letzteren spreizt sich schwach pinselförmig auseinander und breitet sich auf der Plazenta aus. Die Zellen dieser pinselartigen Partie zeigen oft eine abgerundete Form und sind plasmaarm.

Die Pollenschläuche wachsen durch den Griffelkanal hinab, der auf dem Querschnitt durch den Griffel als ein dreizackiger Stern erscheint, und dringen in die Fruchtknotenfächer ein. Sie kriechen nun auf den Rändern der Plazenten hin. Auch die eben erwähnten pinselförmigen Integumentspitzen dürften teilweise als Leitgewebe dienen und eine Rolle für die Ernährung der Pollenschläuche spielen. Man sieht die Pollenschläuche sich zwischen den Integumentspitzen hinwinden; entweder setzen sie ihren Weg längs der Plazenta zur nächsten Samenanlage fort, oder es wächst auch ein Pollenschlauch durch die Mikropyle hinab.

Die eine Synergide im Embryosack wird von dem Pollenschlauch zerstört und färbt sich intensiv schwarz, ausgenommen die Spitze mit dem Fadenapparat, die unverändert bleibt. Die von dem Pollenschlauch nicht zerstörte Synergide ist noch in Säcken mit ziemlich weit vorgeschrittenen Endospermstadien vorhanden; in ihrem unteren Teil tritt nach der Befruchtung nicht selten eine grössere oder kleinere Anzahl kleiner Vakuolen auf. Auch die Antipoden sind sehr langlebig sowie gross und kräftig auch in Embryosäcken, die späte Endospermstadien enthalten. Nach der Befruchtung erfahren sie jedoch gewöhnlich die Veränderung, dass eine grössere oder kleinere Anzahl Vakuolen von wechselnder Grösse in ihnen auftritt. Einen Spermakern in Kontakt mit dem Kern der Eizelle habe ich oft beobachtet (Fig. 48). Der

Spermakern hat keinen Nukleolus, ist rund und reich an Chromatin und zeigt also den bei den Angiospermen gewöhnlichen Typ. Leider fand ich kein Stadium mit einem Spermakern in Kontakt mit dem Zentralkern, aber dass eine Doppelbefruchtung erfolgt, halte ich für sehr wahrscheinlich. Eine sehr approximative Schätzung der Chromosomenzahl bei der Teilung des Zentralkerns, verglichen mit den ungefähren Chromosomenzahlen bei der heterotypischen und homotypischen Teilung in der Samenanlage, macht es wahrscheinlich, dass der primäre Endospermkern triploid ist. In dem Embryosack, von dem Fig. 48 einen Teil zeigt, befand sich der primäre Endospermkern in einem Prophasestadium. Die Kernmembran war aufgelöst, und zahlreiche Lininfäden waren im Plasma ausdifferenziert. Es ist also klar, dass, wenn eine Doppelbefruchtung stattfindet — was ich für sehr wahrscheinlich halte — sich der eine Spermakern früher mit dem Zentralkern vereinigt als der andere mit dem Kern der Eizelle. Der primäre Endospermkern befindet sich zur Zeit seiner Teilung im unteren Teil des Embryosackes neben den grossen Antipoden und ist reichlich von Plasma umgeben. Fig. 49 und Taf. I Fig. 2 zeigen seine Teilung in einem Telophasestadium. Eine schön hervortretende Zellplatte ist dann ausdifferenziert. Zu diesem Zeitpunkt ist der Spermakern mit dem Kern der Eizelle verschmolzen. Als Ergebnis der Teilung des Zentralkerns entsteht eine kleinere, basale, nackte Zelle und eine grössere, obere Kammer. Zwischen den beiden ersten Endospermzellen wird also keine Zellulosewand angelegt. In den beiden primären Endospermzellen treten hierauf Kernteilungen ein, anfangs ohne folgende Zellteilung. Es ist klar, dass wir es bei *Ixiolirion montanum* mit einem sog. basalen Endosperm zu tun haben (Juel 1907 S. 30). Die Lage ist indessen eine andere, als es sonst bei basalen Endospermen der Fall ist, bei denen die basale Zelle gerade oberhalb der Antipoden liegt. Bei *Ixiolirion montanum* befindet sie sich neben ihnen.

Fig. 50 zeigt ein Stadium, wo sowohl im basalen als im zentralen Endosperm nur ein einziger Kern vorhanden ist. Die zentrale Kammer wird zum allergrössten Teil von einer Vakuole eingenommen, und ihr Plasma ist in jungen Endospermstadien (Fig. 50, 51, 52) auf eine halbkreisförmige oder breit linsenförmige Partie konzentriert, die an die lange, schmale basale Endospermzelle grenzt, welche anfangs mit einem dichten, homogenen Plasma gefüllt ist. Der Kern der basalen Zelle teilt sich gewöhnlich gleichzeitig mit dem der zentralen (Fig. 51). Diese Teilungen sind wirkliche Mitosen und nicht

48

49

53

50

51

52

Fig. 48—53. *Ixiolirion montanum*. Fig. 48. Spermakern in Kontakt mit dem Kern der Eizelle. Vergr. 600: 1. Fig. 49. Teilung des primären Endospermkerns. Vergr. 190: 1. Fig. 50. Je ein Kern in dem basalen und dem zentralen Endosperm. Vergr. 120: 1. Fig. 51. Die erste Kernteilung erfolgt gleichzeitig im basalen und zentralen Endosperm. Vergr. 120: 1. Fig. 52. Je zwei Endospermkerne in der oberen und unteren Kammer. Vergr. 120: 1. Fig. 53. Späteres Endospermstadium. Die schräge Lage der basalen Endospermzelle tritt deutlich hervor. Zwei der Antipoden auf der Fig. sichtbar. Vergr. 120: 1.

von Wandbildung begleitet. Als Ergebnis dieser Teilungen entstehen also je zwei freie Kerne in dem unteren und oberen Fach (Fig. 52). Später erfolgen die Teilungen jedoch in der zentralen Zelle etwas schneller als in der basalen, und in der oberen Kammer verteilt sich auch allmählich das Plasma mit den Endospermkernen gleichmässig in einer dünnen Wandschicht längs den Seiten und dem oberen Teil des Embryosackes. Fig. 53 zeigt ein ziemlich spätes Endospermstadium, wo die Eizelle ihre Teilung erfährt. Bei dieser Teilung liegt die Spindel in der Längsrichtung des Embryosackes. In der basalen Zelle wurden in diesem Fall ungefähr 24 freie Kerne gezählt. In ihrem dichten Plasma sind nun zahlreiche Vakuolen entstanden. Die Kerne sind mindestens doppelt so gross als die der oberen Kammer. In sehr jungen Endospermstadien haben dagegen die Kerne in beiden Zellen ungefähr dieselbe Grösse. Approximativ wurde die Anzahl der freien Endospermkerne in dem zentralen Endosperm in Fig. 53 zu 48 bestimmt. Sie liegen in einer sehr dünnen Plasmaschicht längs den Wänden. Die Antipoden sind im unteren Teil des Embryosackes sichtbar. Sie sind fast ebenso kräftig wie in dem fertigen Embryosack und weisen nur schwache Zeichen von Degeneration auf. Aus Fig. 53 gewinnt man eine gute Vorstellung von der Lage der basalen Endospermzelle seitlich im unteren Teil des Embryosackes. Ein solcher Platz der basalen Kammer ist mir von keiner anderen Pflanze mit basalem Endosperm bekannt. Noch ein anderer Umstand verdient bezüglich des basalen Endosperms bei *Ixiolirion montanum* erwähnt zu werden. Es ist dies die kräftige Ausbildung, die es bei dieser Pflanze erreicht, und die grosse Anzahl freier Kerne, welche die basale Zelle enthält. Ein anderer Repräsentant für *Amaryllidaceae, Hypoxis decumbens,* dessen Embryologie später geschildert werden soll, wetteifert mit *Ixiolirion montanum* in bezug auf die grosse Anzahl freier Endospermkerne, die in der basalen Zelle angetroffen werden.

In einer Samenanlage von ungefähr dem Alter, in dem die Eizelle ihre Teilung erfährt, fand ich in der basalen Zelle ausser Endospermkernen von gewöhnlichem Aussehen auch einige amitotische Kernbilder. Es scheint also, als ob die Kernteilungen in der basalen Zelle, welche anfangs stets mitotisch erfolgen, in einem späteren Stadium amitotisch stattfinden können.

In dem basalen Endosperm tritt niemals Zellbildung ein, was dagegen in dem zentralen der Fall ist. Auch zu dem Zeitpunkt, in dem Zellen in der oberen Kammer gebildet worden sind, kann man

noch immer die basale Endospermzelle mit ihren grossen, freien Kernen beobachten, aber sie wird mehr und mehr zusammengepresst und gegen den Boden des Embryosackes gedrückt, so dass in späteren Stadien die schräge Lage nicht mehr deutlich hervortritt, welche die basale Endospermzelle in einem frühen Stadium eingenommen hat.

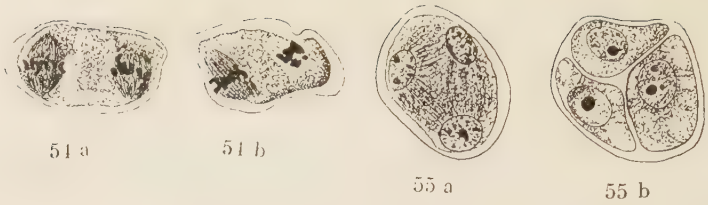
Das Reifen der Samen erfordert in Uppsala ungefähr einen Monat. Im Jahre 1924 fiel das Blühen und die Pollination der Pflanze auf Johanni. Die Endospermbildung beginnt kurz nach der Pollination. Am 7. Juli 1924 hatten bereits Zellen einen grossen Teil der oberen Kammer angefüllt. In der letzten Juliwoche und Anfang August öffneten sich die Kapseln, um die schwarzen, glänzenden Samen freizugeben.

Die Staubblätter.

Die Antherenwand ist in gewöhnlicher Weise aus vier Zellschichten zusammengesetzt: zu äusserst die Epidermis, darunter eine Schicht, die sich zur fibrösen Schicht entwickelt, während die hierauf folgende schon zusammengepresst wird, wenn sich der Kern der Pollenmutterzellen in Synapsis befindet, sowie endlich die Tapetenschicht.

Die rektangulären Tapetenzellen sind anfangs mit einem dichten Plasma ohne Vakuolen gefüllt und mit einem einzigen, grossen Kern versehen. Wenn die Pollensäcke einkernige Pollenkörner enthalten, sind die Tapetenzellen von derselben Beschaffenheit, nur dass eine oder zwei kleine Vakuolen in ihrem dichten Plasma auftreten. Die Tapetenzellen bekommen niemals mehr als einen einzigen Zellkern. *Ixiolirion montanum* stimmt in dieser Beziehung z. B. mit *Eichhornia crassipes* und *Pontederia cordata* überein (Smith 1898). In fertigen Staubbeuteln, wo die fibröse Schicht mit Verdickungen versehen ist, ist das Tapetum ganz verschwunden. Ein sog. Periplasmodium wird nicht gebildet.

Die Pollenmutterzellen, welche dicht zusammenliegen, wenn ihr Kern sich in Synapsis befindet, sind voneinander getrennt, wenn Metaphasestadien der heterotypischen Teilung erreicht sind. Im Anaphasestadium dieser Teilung wird keine Zellplatte gebildet. Die beiden durch die heterotypische Teilung entstandenen Kerne erfahren bald homotypische Teilung (Fig. 54 a u. b). Die homotypischen Spindeln sind nicht oft parallel (Fig. 54 a), sondern haben meist eine mehr oder weniger schräge Stellung zueinander (Fig. 54 b). Die



54 a 54 b 55 a 55 b

Fig. 54—55. *Ixiolirion montanum.* Fig. 54 a, b. Homotypische Teilung in der P. M. Z. Vergr. 600: 1. Fig. 55 a, b. Pollentetrade vor und nach der Zellbildung. Vergr. 600: 1.

Pollenbildung geschieht nach dem simultanen Typ, der bisher in der Familie *Amaryllidaceae* nicht bekannt war. In Fig. 55 a ist eine junge Tetrade mit feinen Lininfäden zwischen den Kernen vor der Zellbildung abgebildet. Fig. 55 b zeigt eine junge Tetrade nach der Zellbildung.

Die fertigen Pollenkörner, die mit Nahrungsstoffen angefüllt sind, enthalten einen grossen vegetativen Kern mit grossem Nukleolus und einen kleinen generativen.

Die Eucharis-Gruppe.

Bezüglich der hierhergehörigen Gattungen liegen in der Literatur einige embryologische Angaben über *Hymenocallis, Eucharis* und *Calostemma* vor. Herr mag. sc. C. A. Jørgensen stellte mir einige junge Fruchtknoten von *Eucharis amazonica* Linden. zur Verfügung, und ich konnte an diesem Material den Verlauf der Tetradenteilung in den Samenanlagen beobachten. Das Material von *Eucharis amazonica* stammt aus dem Gewächshaus des Kopenhagener botanischen Gartens.

Die Entwicklung der Samenanlagen.

Hymenocallis. Hofmeister (1861) macht einige Angaben über die Samenanlage bei *Hymenocallis ovata* und *H. caribaea.* Er beobachtete bei *Hymenocallis ovata*, »dass auch am Endostom die Zahl der Zellschichten nicht über zwei beträgt; dass die Verengung des vom inneren Integumente umschlossenen Raumes über der Kernwarze zum Mikropylekanal nur durch quere Streckung der inneren Zellschicht des Integuments bewirkt wird» (Hofmeister 1861 S. 660). Er gibt weiter (S. 661) für die Art an, dass das Längenwachstum des äusseren Integumentes das des inneren übertrifft, dass aber doch das Exostom weit offen bleibt. In keinem der in grosser Anzahl

untersuchten Embryosäcke von *Hymenocallis caribaea* fand er »Gegenfüsslerzellen» (Hofmeister 1861 S. 677). Dagegen bemerkt er (S. 672), dass er bei dieser Art mehr als drei »Keimbläschen» beobachtet habe: »Mehr als drei Keimbläschen sind bis jetzt unter den Monokotyledonen von mir nur bei polyembryonen Arten beobachtet: bei *Funkia coerulea* und *Hymenocallis caribaea*. Und auch von der letzteren gilt, was ich früher von der ersteren erwähnte: in der Mehrzahl unbefruchteter Eichen werden nur zwei bis drei Keimbläschen gefunden.» Über den Verlauf der Pollenschläuche bei *Hymenocallis caribaea* bemerkt er (S. 686), »dass das Ende eines oder mehrerer Pollenschläuche zwischen dem inneren Integument und der Kernwarze hinabwächst, bis es die Aussenfläche des Embryosackes berührt». Seine Beobachtungen über die Polyembryonie bei *Hymenocallis caribaea* und *H. ovata* (S. 672 und 694) sind von grossem Interesse. Er schreibt (S. 694): »Auch bei den polyembryonischen Formen, deren sämtliche Keimbläschen zu Embryonen sich zu entwickeln pflegen, eilt das am tiefsten der Scheitelwölbung des Sackes anhaftende den übrigen in der Entwicklung beträchtlich voraus: *Funkia coerulea*, *Hymenocallis ovata*.» Strasburger (1878 a, b) hat indes gezeigt, dass bei *Funkia ovata* Spreng. (= *Hosta coerulea* [Andrews] Tratt) im oberen Teil des Embryosackes stets nur eine Eizelle und zwei Synergiden vorhanden sind und dass Nuzellarembryonen die Polyembryonie erzeugen. Mit Rücksicht hierauf wäre eine erneute Untersuchung auch über die *Hymenocallis*-Arten wünschenswert.

Auch A. Braun (nach Goebel 1889) gibt an, dass mehrere Embryonen bei einigen *Amaryllideen*, z. B. *Hymenocallis mexicana* vorkommen. Goebel (1889 S. 129, 130) wirft die Möglichkeit auf, dass dies auf dem Vorhandensein von zwei Embryosäcken in einer Samenanlage beruhen könne, das er zufällig bei *Crinum asiaticum* beobachtete. Es wäre also denkbar, dass unechte Polyembryonie (Ernst 1918 S. 436) vorliegt.

A. Braun (nach Goebel 1923 S. 1213) beschreibt bei *Hymenocallis speciosa* einen kugelförmigen Embryo von kaum $^1/_3$ mm Durchmesser.

Über die Beschaffenheit des äusseren Integumentes der Samen sagt Rendle (1902 S. 2): »In *Hymenocallis* the outer ovule-integument becomes large and fleshy, and forms the bulk of the tuber-like seeds.»

Eucharis amazonica. In dem dreifächerigen Fruchtknoten sitzen die anatropen, bitegmischen Samenanlagen zahlreich in zwei längsgerichteten Reihen in jedem Fach.

Der Nuzellus zeigt durch seine kräftige Ausbildung einen crassinuzellaten Charakter, doch wird keine Deckzelle gebildet. Nach Asplunds (1920) Terminologie ist also die Samenanlage tenuinuzellat. Aus beobachteten Diakinesestadien in der Embryosackmutterzelle und heterotypischen und homotypischen Spindeln in der Samenanlage geht hervor, dass die haploide Chromosomenzahl gross sein muss. In dem Kerne einer Embryosackmutterzelle, der sich in einem Stadium kurz vor der Diakinese befand, wurden schätzungsweise gegen 45 Doppelchromosomen gezählt. *Eucharis amazonica* besitzt also eine der allerhöchsten haploiden Chromosomenzahlen, die bisher bei den Monokotyledonen bekannt sind. Fig. 56 zeigt die beiden aus der heterotypischen Teilung hervorgegangenen Zellen. In allen von mir beobachteten Fällen erfolgt bei der homotypischen Teilung die Entwicklung in der unteren Dyadenzelle etwas schneller als in der oberen. In Fig. 57 finden wir in der unteren Dyadenzelle eine Spindel in Metaphase; in der oberen ist die Kernmembran aufgelöst worden, aber die Spindel ist noch nicht fertig ausgebildet, und die Chromosomen haben sich noch nicht in der Äquatorialebene gesammelt. Die langsamere Teilung in der oberen Dyadenzelle tritt auch auf Fig. 58 hervor. In der oberen Dyadenzelle finden wir hier eine Spindel in Telophase, in der keine Zellplatte wahrnehmbar ist; als Ergebnis der Teilung der unteren Dyadenzelle sind dagegen die beiden unteren Tetradenzellen entstanden. Solche Stadien, wie Fig. 58 sie zeigt, habe ich mehrfach gesehen. Dagegen fand ich in keinem Fall vier Tetradenzellen, so dass ich es dahingestellt lasse, ob drei oder vier Tetradenzellen bei *Eucharis* aus der homotypischen Teilung hervorgehen. In jedem Fall degenerieren die oberen schnell, und die chalazale Tetradenzelle konstituiert den Embryosack.

In Samenanlagen, die einen einkernigen Embryosack enthalten, hat das innere Integument seine definitive Entwicklung erreicht. Es ist zwei Zellschichten dick, ausgenommen die Spitze, die aus drei (selten mehr) Zellschichten aufgebaut ist. Das äussere Integument ist auf der der Raphe abgekehrten Seite der Samenanlage zu diesem Zeitpunkt ungefähr sechs Zellschichten dick. Auf der Funikularseite tritt es nur schwach in Form einer Kante hervor.

Calostemma. In Engler-Prantl (1888 S. 111) schreibt Pax folgendes: »Nach Baillon (Recherches sur le développement et la germination des grains bulbiformes des Amaryllidées, in Association française de Lyon 1873, p. 447—452) entwickelt sich bei *Calostemma* kein normaler Embryo im Embryosack; es entstehen Bulbillen, wobei sich die Chalaza verdickt. Die junge Knospe wächst gegen die Mi-

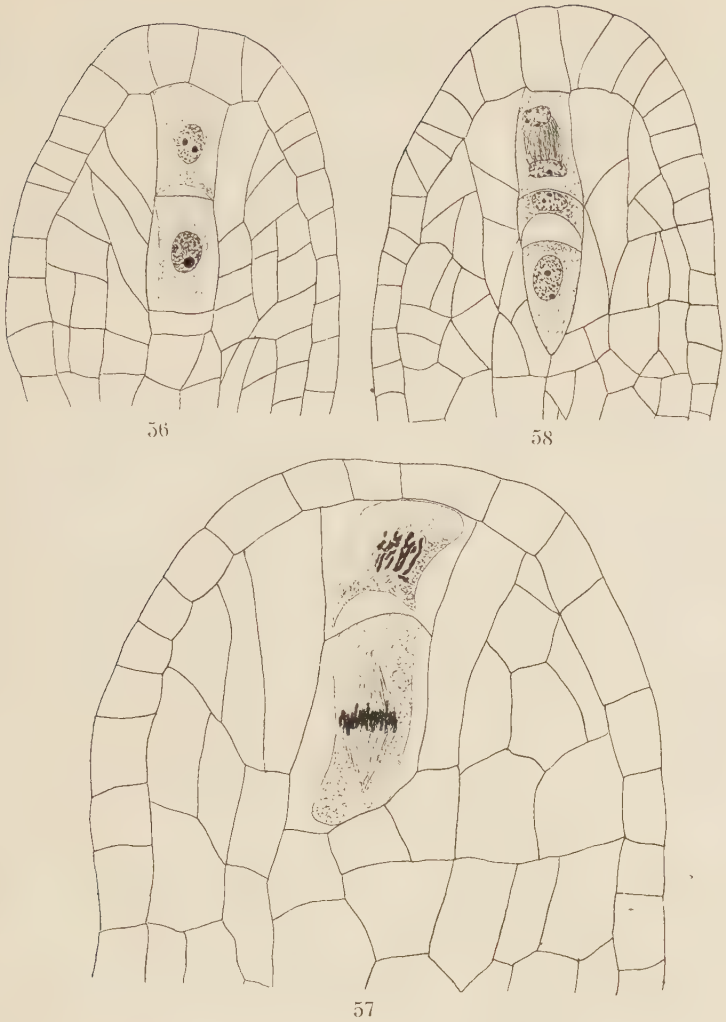


Fig. 56—58. *Eucharis amazonica*. Fig. 56. Dyade. Vergr. 330: 1. Fig. 57. Homotypische Teilung. Vergr. 600: 1. Fig. 58. Aus der unteren Dyadenzelle sind zwei Tetradenzellen hervorgegangen; in der oberen Dyadenzelle eine Spindel in Telophase. Vergr. 330: 1.

kropyle zu, der Nucleus wird durchbrochen und später erscheinen auch Blätter. — Etwas Ähnliches erfolgt auch bei *Nerine*.» (Nucleus ist wohl = Nuzellus). Baillons Arbeit stand mir nicht zur Verfügung, aber aus Rendle's Mitteilung (1902 S. 2) kann ich folgendes zitieren: »In the genus *Calostemma*, Baillon has shown that a bulbil-like structure is developed from a normal ovule by replacement of the embryo sac by an adventitious shoot, the ovule-integuments becoming at the

same time fleshy, to form the outer bulb-scales. But in the majority of cases a true seed is produced, enclosing a normal embryo embedded in endosperm.»

Die Staubblätter.

Palm (1920) hat die Art der Pollenbildung bei *Hymenocallis litoralis* und *Eucharis* beobachtet, welche dem sukzessiven Typ folgt.

Die Narcissus-Gruppe.

Über die Samenanlagen bei Repräsentanten der Gattung *Narcissus* haben eine Anzahl Forscher embryologische Beobachtungen gemacht (Hofmeister 1849, 1861, Treub u. Mellink 1880, Vesque 1879, Guignard 1882, 1900, Mac Millan 1892, d'Hubert 1896). Die Samenschale wurde von Brandza (1891) untersucht. Kürzlich hat Stomps (1919) einige Vertreter der Gattung zytologisch untersucht. Seine Chromosomenzählungen wurden in Kernteilungsfiguren in den Wurzelspitzen vorgenommen. Die durch seine Beobachtungen erhaltenen Chromosomenzahlen sind auch in Tischlers Arbeit (1922 in Linsbauers Handbuch der Pflanzenanatomie) aufgenommen, auf die ich verweise.

In seiner Arbeit von 1849 beschreibt Hofmeister mit Abbildungen die anatrope, bitegmische Samenanlage und den fertigen Embryosack bei *Narcissus poëticus*. Die Mikropyle wird nur durch das innere Integument gebildet. Er weist auf den schlechten Fruchtansatz hin und sagt (S. 25): »Die Beobachtung der Entwicklung des Embryo von *Narcissus poëticus*, welcher der Bau des Eichens nur geringe Hindernisse in den Weg legt, wird dadurch sehr erschwert, dass nur ein überaus kleiner Teil der Eichen zur Entwicklung kommt. In durchschnittlich nur einem von zehn Fruchtknoten werden Eichen befruchtet, und in diesem von den vielen Hunderten die er enthält, selten mehr als zwei. Trotz dem dass ein ganzer Wald blühender Exemplare mir zu Gebote stand, habe ich aus Mangel an Material die Entwicklung des Vorkeims nicht weiter verfolgen können, als bis zu der, Fig. 40 dargestellten Entwicklungsstufe.»

In einer späteren Arbeit (1861) gibt Hofmeister an, dass die Anzahl der Antipoden bei *Narcissus Jonquilla* und *N. poëticus* drei ist. Die Seitenflächen des eben befruchteten Embryosacks liegen unmittelbar an der Innenwand des inneren Integumentes, während

das von dem Pollenschlauch durchbohrte Parenchym der »Kernwarze» anfänglich erhalten bleibt.

Durch die Angaben von Treub u. Mellink (1880 S. 454) über die Entwicklung des Embryosacks bei *Narcissus Tazetta* wissen wir, dass dieselbe nach dem *Scilla*-Typ (Palm 1915) erfolgt. Nach Treub u. Mellink (1880) finden sich bei *Narcissus Tazetta* in normaler Weise zwei Dyadenzellen in der Samenanlage, von denen die obere degeneriert. Ausnahmsweise kann sich auch die obere Dyadenzelle entwickeln und mehrkernig werden (s. Treub u. Mellink Pl. IX., Fig. 6, 7, 8). Auf der letztgenannten Figur lassen sich in der oberen Dyadenzelle sechs Kerne wahrnehmen.

Die Richtigkeit der Beobachtungen von Treub und Mellink wird durch Guignard (1882) bestätigt, der bei *Narcissus Tazetta* konstatiert, »qu'une grande cellule axile sous-épidermique se divise transversalement en deux cellules superposées, dont la supérieure offre parfois un développement accompagné de la division de son noyau, mais sans donner le sac embryonnaire, qui provient toujours de la cellule inférieure».

In Zusammenhang hiermit bemerkt Guignard (1882): »Un cas semblable peut se présenter, quoique assez rarement, dans le *Narcissus micranthus*.» Aus seiner Beschreibung geht hervor, dass der Embryosack bei dieser Pflanze dem *Scilla*-Schema folgen kann. In der tenuinuzellaten Samenanlage konstituiert die untere Dyadenzelle den achtkernigen Embryosack, die obere wird zweikernig.

Coulter u. Chamberlain (1915 S. 77) scheinen zu vermuten, dass die Embryosackentwicklung bei *Narcissus* nach dem *Lilium*-Typ stattfindet: »Among the higher families, *Narcissus* has an undividing mother-cell.» Sie verweisen auf Guignards Arbeit (1882), aus der jedoch an mehreren Stellen (S. 152, 153, 181) hervorgeht, dass die Entwicklung des Embryosackes dem *Scilla*-Schema folgt oder folgen kann.

In dem befruchtungsreifen Embryosack, der keine Stärke enthält (d'Hubert 1896 S. 112), haben sich bei *Narcissus* die beiden Polkerne zu einem Zentralkern vereinigt (Hofmeister 1849).

Doppelbefruchtung wurde bei *Narcissus* von Guignard (1900) konstatiert.

Nach diesen Notizen aus der Literatur gehe ich zur Schilderung einiger eigener Beobachtungen bei *Narcissus* über.

In einem Teil des hiesigen botanischen Gartens waren im Freien einige Zwiebeln von *Narcissus Pseudo-Narcissus* L. und *Narcissus*

poeticus L. gesteckt, die mir zur Verfügung gestellt wurden. Wie bei *Galanthus nivalis* sind bei diesen *Narcissus*-Arten alle Teile der Blüte schon im Jahre vor dem Blühen fertig in der Zwiebel ausgebildet. Es ist wahrscheinlich, dass die von mir fixierten Fruchtknoten und Staubblätter zu *Narcissus Pseudo-Narcissus* gehören, aber zur Sicherheit bezeichne ich die Art, über die ich einige embryologische Angaben machen will, als *Narcissus sp.* Fixierungen von Fruchtknoten und Staubblättern wurden u. a. an folgenden Tagen des Jahres 1923 vorgenommen: 25. Okt., 2. und 14. Nov.

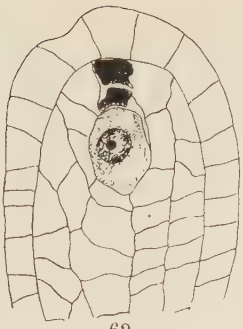
Narcissus sp. Am 25. Okt. befand sich der Kern der Embryosackmutterzelle in der anatropen, bitegmischen und tenuinuzellaten Samenanlage in Synapsis. In den Staubblättern hatte die Tetradenteilung schon stattgefunden. Die Pollenkörner waren einkernig; die Tapetenzellen enthielten zwei Kerne. Die nächstinnerste Wandschicht des Staubbeutels war gewöhnlich zusammengepresst.

Am 2. Nov. enthielten die Samenanlagen Tetradenteilungsstadien, einkernige und mitunter zweikernige Embryosäcke. Fig. 59 zeigt die homotypische Teilung. Die untere Dyadenzelle enthält eine Spindel in Metaphase, in der oberen befindet sich der Kern in Prophase. Als Ergebnis der homotypischen Teilung entstehen vier Tetradenzellen (Fig. 60), von denen die untere den Embryosack konstituiert; die drei oberen degenerieren rasch. Bisweilen trifft die Degeneration die beiden obersten Tetradenzellen etwas früher als die nächstunterste (Fig. 61). Aus der letztgenannten Figur geht auch hervor, dass perikline Teilungen in der Nuzellusepidermis vorkommen können, was schon Vesque (1879 S. 318) bei *Narcissus Pseudo-Narcissus* wahrgenommen hat. Fig. 62 zeigt einen einkernigen Embryosack, oberhalb dessen verdrängte Schwesterzellen deutlich hervortreten.

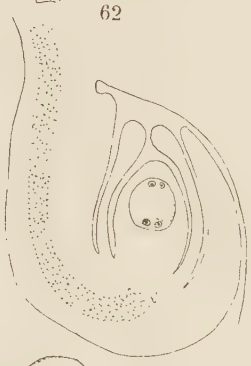
Am 14. Nov. enthielten die Samenanlagen meist zweikernige Embryosäcke, aber in einigen Fällen wurden auch vierkernige beobachtet. Ein Übersichtsbild einer Samenanlage mit einem vierkernigen Embryosack zeigt Fig. 63. Das innere Integument ist zwei Zellschichten dick, ausgenommen die Spitze, die aus drei Zellschichten aufgebaut ist. Das äussere Integument ist auf der der Raphe abgekehrten Seite der Samenanlage ungefähr vier Zellschichten dick, auf der Funikularseite tritt es in Form einer Kante hervor.

Wie oben bemerkt, hat schon Hofmeister (1849) auf den geringen Fruchtansatz bei *Narcissus poeticus* hingewiesen. Im Sommer 1923 schwoll bei einem Exemplar von *Narcissus poeticus var. angustifolius* Curt. im hiesigen botanischen Garten der Fruchtknoten an. Seine

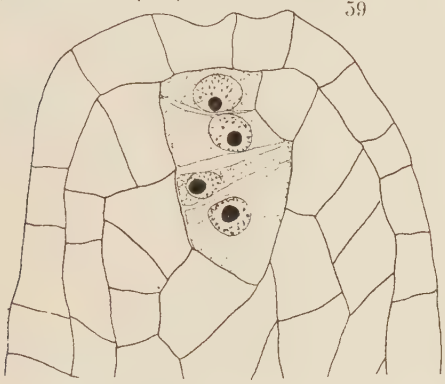
59



62

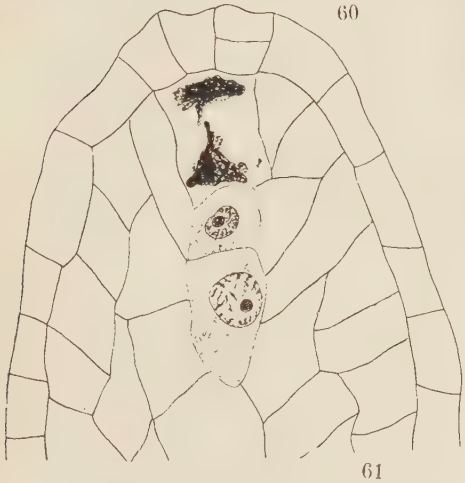


63



60

64



61

Fig. 59—63. *Narcissus sp.* (Wahrscheinlich *N. Pseudo-Narcissus*). Fig. 64. *Narcissus poeticus var. angustifolius.* Fig. 59. Die homotypische Teilung. Vergr. 600: 1. Fig. 60. Tetrade. Vergr. 600: 1. Fig. 61. Die zwei obersten der vier Zellen der Tetrade degeneriert. Vergr. 600: 1. Fig. 62. Einkerniger Embryosack. Vergr. 330: 1. Fig. 63. Übersichtsbild einer Samenanlage mit vierkernigem Embryosack. Vergr. 80: 1. Fig. 64. Teil eines älteren Embryosackes. Freie Endospermkerne und ein Antipode auf der Fig. sichtbar. Vergr. 80: 1.

Samenanlagen wurden fixiert. Fig. 64 zeigt einen Teil eines befruchteten Embryosackes von einer Samenanlage. Im unteren Teil des Embryosackes ist die eine der drei, lange bestehenbleibenden, einkernigen Antipodenzellen sichtbar. Im übrigen treten auf der Figur einige freie, in einer dünnen plasmatischen Wandschicht liegende Endospermkerne hervor. Obgleich sehr junge Endospermstadien nicht beobachtet wurden, dürfte es keinem Zweifel unterliegen, dass *Narcissus poeticus var. angustifolius* ein nukleares Endosperm besitzt.

Das interessanteste Ergebnis meiner Untersuchung über *Narcissus sp.* scheint mir zu sein, dass die Entwicklung des Embryosackes bei dieser Pflanze ganz sicher stets dem Normaltyp folgt, während Treub u. Mellink (1880) sowie Guignard (1882) fanden, dass sich der Embryosack bei *Narcissus Tazetta* nach dem *Scilla*-Schema entwickelt, was nach Guignard (1882) auch bei *Narcissus micranthus* der Fall sein kann. Doch ist zu bemerken, dass Guignard nur »assez rarement» bei der letztgenannten Pflanze einen solchen Entwicklungsverlauf beobachtete. Es scheint also, dass bei verschiedenen Arten der Gattung *Narcissus* die Embryosackentwicklung in verschiedener Weise vor sich gehen, ja, dass sie bei ein und derselben Art, *Narcissus micranthus*, bisweilen dem *Scilla*-Typ, gewöhnlich aber einem anderen Typ folgen kann. Leider beschreibt Guignard nicht den gewöhnlichen Entwicklungsgang bei *Narcissus micranthus*.

Solche Fälle, wo sich der Embryosack bei verschiedenen, zu derselben Gattung gehörenden Arten oder bei derselben Art in verschiedener Weise entwickelt, waren schon früher bekannt. Folgende monokotyle Pflanzen sind in dieser Beziehung von Interesse, aber da Afzelius (1916 S. 211—214) eine Darstellung derselben gibt, verweise ich auf seine Arbeit und sein Literaturverzeichnis: *Smilacine stellata, S. sessifolia, S. racemosa, S. amplexicaulis, Trillium grandiflorum, T. recurvatum, Galtonia candicans, Paris quadrifolia, Streptopus roseus, Epipactis pubescens, Epidendrum variegatum, Bletia Shepherdii, Gyrostachys gracilis, G. cernua, Calopogon, Oncidium praetextum, Orchis sambucina.*

Hierzu können noch einige weitere monokotyle Pflanzen gefügt werden. Bei *Convallaria majalis* werden nach Schniewind-Thies (1901) vier Tetradenzellen gebildet, von denen sich jede beliebige zum Embryosack weiterentwickeln kann. Doch betont sie, dass man bei Gewächshausmaterial relativ selten vier Tetradenzellen antrifft; oft ist die zweite Kernteilung nicht mit einer Zellteilung verbunden, und man findet dann zwei Tochterzellen mit je zwei Kernen. Nach Ernst u.

Bernard (1912 a) folgt die Embryosackentwicklung bei *Burmannia candida* dem *Scilla*-Typ, bei *B. Championii* dem Normaltyp mit drei oder vier Tetradenzellen, doch kann die Entwicklung bei der letzteren auch nach dem *Scilla*-Typ stattfinden. Bei der apogamen *Burmannia coelestis* »bleibt die Tetradenteilung in der Mehrzahl der Samenanlagen vollständig aus. Die Embryosackmutterzelle wird direkt zum Embryosack, wobei die weitere Entwicklung ohne Chromosomenreduktion vor sich geht» (Ernst u. Bernard 1912 a S. 168).

Die Pancratium-Gruppe.

Über die Embryologie in dieser Gruppe wissen wir sehr wenig. Hofmeister (1861) hat einige Beobachtungen bei *Hippeastrum aulicum* und *Habranthus chilensis* gemacht. Ich selbst hatte keine Gelegenheit, mehr als einige nahezu reife Samen von *Sprekelia formosissima* Herb. zu fixieren. Die Kollektion wurde im botanischen Garten zu Lund gemacht.

Hippeastrum aulicum. Aus Hofmeisters Darstellung (1861 S. 659, 660, 676) geht u. a. folgendes hervor. Die Samenanlagen sind anatrop und bitegmisch. Die Verdickung an der Spitze des inneren Integumentes wird durch radiale Streckung der inneren der zwei Zellschichten erzeugt, aus denen dieses Integument besteht. Das äussere Integument ist auf der der Raphe abgekehrten Seite überaus kräftig entwickelt. Wegen Hofmeisters Angabe, dass der Embryosack einen einzigen Antipoden (»Gegenfüsslerzelle») enthält (s. seine Taf. XIII Fig. 3, nicht, wie er angibt Taf. X Fig. 3), hält Emma Jacobsson-Stiasny (1914) das Vorkommen des basalen Endosperms bei den *Amaryllideen* nicht für ausgeschlossen. Sie schreibt (l. c. S. 89): »Bei den *Amaryllideen* ist bisher bloss nucleares Endosperm festgestellt worden, nur eine von Hofmeister für *Hippeastrum* gegebene Abbildung dürfte darauf hinweisen, dass bei den *Amaryllideen* auch eine endospermale Kammerung des Embryosackes auftreten kann, doch bedarf dies erst einer Nachprüfung.»

Nach Hofmeister (1861 S. 684) ist der Pollenschlauch bei *Hippeastrum aulicum* in der Mikropyle verzweigt.

Habranthus chilensis. Sowohl bei *Hippeastrum aulicum* als *Habranthus chilensis* beschreibt Hofmeister in Wort und Bild (1861 S. 700) den Embryo mit dem Suspensor.

Sprekelia formosissima. Meine Schnittserien durch den nahezu reifen Samen zeigen einen ziemlich weitentwickelten, von reichlichem

Endospermgewebe umgebenen Embryo. Im unteren Teil des Embryosackes war nichts zu bemerken, was Anlass geben könnte, das Vorkommen eines basalen Endosperms anzunehmen, aber es ist klar, dass bedeutend jüngere Stadien untersucht werden müssen, um den Endospermtyp feststellen zu können.

Die Unterfamilie Agavoideae.

Die Entwicklung der Samenanlagen.

In seiner Arbeit »Bastardierung als Ursache der Apogamie» hat Ernst (1918) nicht nur mehrere Literaturangaben mitgeteilt, die sich auf die Zytologie und die embryologischen Verhältnisse in dieser Gruppe beziehen, sondern auch auf Grund eigener Untersuchungen in grossen Zügen die Embryosackentwicklung bei *Fourcroya cubensis* Jacq. geschildert. Die bitegmische Samenanlage ist crassinuzellat (l. c. S. 486, 488). Die Tetrade besteht aus vier in einer Längsreihe liegenden Zellen, von denen sich die chalazale zum Embryosack entwickelt. Die Embryosackentwicklung folgt dem Normaltyp. Das Endosperm ist nuklear. Nach d'Hubert (1896) enthält der Embryosack bei *Agave* Stärke.

Die Staubblätter.

Die Pollenbildung erfolgt nach dem sukzessiven Typ bei *Agave virginica* (Schaffner 1909) und *Polianthes tuberosa* (Palm 1920). Lary de Latour (1908) beobachtete, dass bei *Agave attenuata* bei der heterotypischen, nicht aber bei der homotypischen Teilung infolge des Verbleibens von Chromosomen in der Äquatorialebene kleine Kerne entstehen. Er vergleicht seine Beobachtungen mit denen von Juel (1897) bei *Hemerocallis fulva*. Es ist schon seit lange bekannt (s. Ernst 1918 S. 489 und Wettstein 1911 S. 439), dass *Fourcroya* Tetradenpollen besitzt.

Schaffner (1909) hat die haploide Chromosomenzahl bei *Agave virginica* zu 12 bestimmt. Die Chromosomen gehören verschiedenen Grössenklassen an. Auch für einige andere Vertreter von *Agavoideae* finden sich Angaben über die Anzahl der Chromosomen. Die Zählung

wurde indes bei ihnen nicht wie bei *Agave virginica* in Stadien bei der Tetradenteilung der Pollenmutterzellen vorgenommen, sondern in Kernteilungsfiguren in Wurzelspitzen. So fand Müller (1912 S. 40—41) bei *Agave americana* »20 randständige, zum grossen Teil gepaarte Chromosomen, die alle andern bedeutend an Grösse übertrafen, dazu wenige mittelgrosse, und im Innern ein Heer von kleineren, die in ihrer Gesamtheit, infolge gegenseitiger Verklebungen, einen siebartigen Anblick boten. Ihre Zahl zu bestimmen war ganz unmöglich». Aus Müllers (l. c. S. 39) Beobachtungen bei *Beschorneria superba*? geht hervor, dass die diploide Chromosomenzahl bei dieser ungefähr 60 ist; von den Chromosomen sind 10 (5 Paar) gross, die übrigen klein.

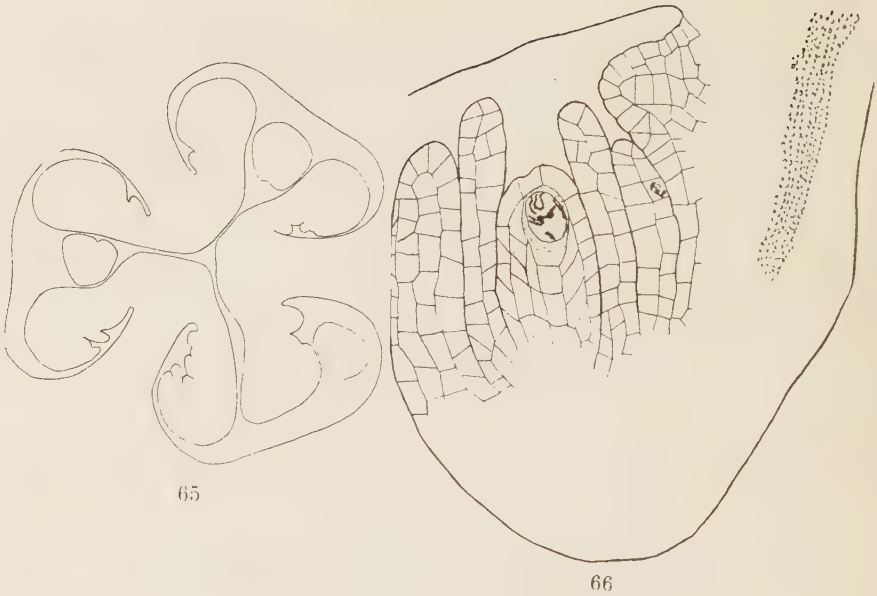
Die Unterfamilie Hypoxidoideae.

Die Alstroemeria-Gruppe.

Zu dieser Gruppe gehören in Engler-Prantl (1888) teils die Gattungen *Alstroemeria* und *Bomarea*, die sich durch dreifächerige Fruchtknoten und zentralwinkelständige Plazenten auszeichnen, teils die Gattung *Leontochir*, die einfächerigen Fruchtknoten und parietale Plazenten hat. Nur über die erstgenannten Gattungen *Alstroemeria* und *Bomarea* kann ich einige embryologische Daten mitteilen. Mein Material, das *Alstroemeria pulchella* L. fil. (= *A. psittacina* Lehm.) und *Bomarea Caldasii* (H. B. K.) Willd. umfasst, stammt aus dem Gewächshaus des hiesigen botanischen Gartens. Leider bleibt in den meisten Fällen der Fruchtansatz aus oder ist nur äusserst gering, und die Pflanzen lassen sich auch nicht mit Erfolg pollinieren, so dass ich nur knappe Angaben über das Endosperm machen kann. Ältere Samenanlagen wurden so vorsichtig wie möglich auspräpariert. Meine Beobachtungen sind am vollständigsten bei *Bomarea Caldasii*, und diese behandle ich zuerst.

Die Entwicklung der Samenanlagen.

Bomarea Caldasii. Fig. 65 zeigt einen Querschnitt durch den dreifächerigen Fruchtknoten, dessen Aussenwand nicht eingezeichnet ist. In jedem Fach sitzen die anatropen Samenanlagen in grosser



65

66

Fig. 65 u. 66. *Bomarea Caldasii*. Fig. 65. Querschnitt durch den Fruchtknoten. Die Aussenwand nicht eingezeichnet. Vergr. 30: 1. Fig. 66. Übersichtsbild einer Samenanlage. Der Kern der E. M. Z. in Prophase. Vergr. 190: 1.

Anzahl in zwei längsgerichteten Reihen. Figur 66 stellt ein Übersichtsbild einer Samenanlage dar, in der sich der Kern der Embryosackmutterzelle in einem Prophasestadium befindet. Die Umbiegung der Samenanlage ist bereits erfolgt. Sie ist anatrop mit zwei Integumenten. Das äussere ist etwas kürzer als das innere, das weit über die Nuzellusspitze reicht. Die Mikropyle ist jedoch noch nicht geschlossen. Das innere Integument ist zwei Zellschichten dick. Seine Spitze wird jedoch, besonders in späteren Stadien, aus einer noch grösseren Anzahl Zellschichten aufgebaut. Auf der der Raphe abgekehrten Seite der Samenanlage ist das äussere Integument kräftig ausgebildet und ziemlich dick. Auf der Funikularseite ist es schwach entwickelt und aus zwei Zellschichten aufgebaut. Der Funiculus ist mit einer kräftig vorspringenden Kante versehen, die bei der fertigen Samenanlage oberhalb der Mikropyle zu liegen kommt und bei *Bomarea Caldasii* eine gleichartige Funktion haben dürfte wie der Wulst, den der Funiculus bei *Typha latifolia* (Dahlgren 1918) oberhalb der Mikropyle ausbildet und dem Dahlgren sicher mit Recht eine Bedeutung für den Verlauf der Pollenschläuche beimisst.

Die Samenanlage von *Bomarea Caldasii* ist tenuinuzellat. Perikline Teilungen kommen sehr selten in der Nuzellusepidermis vor. Der Kern der Embryosackmutterzelle macht die für eine Reduktionsteilung charakteristischen Prophasestadien durch. Es wurden ziemlich viele Diakinesestadien studiert, um die haploide Chromosomenzahl zu bestimmen, welche 9 ist. In Fig. 67 verteilen sich die neun Gemini auf drei Schnitte a, b und c. Fig. 67 a enthält ein ganzes Doppelchromosom und einen Teil eines anderen, dessen Rest auf Fig. 67 b vorkommt, in der sich ausserdem sechs Gemini finden. Das neunte Doppelchromosom kommt allein im dritten Schnitt (Fig. 67 c). Fig. 68 zeigt den Kern einer anderen Embryosackmutterzelle in Diakinese, wo die Gemini auf zwei Schnitte verteilt sind. In Fig. 68 a finden sich fünf Gemini, in Fig. 68 b vier, obgleich zwei dicht nebeneinander liegen, wie ein genaues Studium der Fortsätze sowie die Grösse zeigt. Die Gemini sind alle sehr gross und von der gewöhnlichen X-, Y- oder Ringform. Fig. 69 zeigt ein Stadium der Embryosackmutterzelle zwischen der Diakinese und der Metaphase. Es treten zahlreiche Lininfäden hervor, und die haploide Chromosomenzahl 9 ergibt sich leicht aus der Figur, die unter Kombination zweier aufeinander folgender Schnitte gezeichnet ist. In Fig. 70 ist ein Doppelchromosom von Fig. 69 mit noch stärkerer Vergrösserung abgezeichnet. Man sieht sehr schön die zwei Spitzen, in welche es ausläuft und an denen sich Lininfäden befestigen. Fig. 71 und 72 zeigen die heterotypische Spindel in Metaphase. Dieselbe kann bisweilen S-förmig gekrümmt sein. Eine solche Spindelform fand z. B. Lagerberg (1909) bei *Adoxa moschatellina*, der in seiner Abhandlung noch andere Beispiele nennt. Fig. 73 zeigt die heterotypische Spindel in Anaphase mit ausdifferenzierter Zellplatte. Als Ergebnis der heterotypischen Teilung entstehen zwei Zellen (Fig. 74). Bei der bald darauf folgenden homotypischen Teilung liegt die Spindel in der unteren Dyadenzelle stets in der Längsrichtung der Samenanlage, in der oberen nimmt sie dagegen eine wechselnde Stellung ein (Fig. 75 u. 76), wie sich auch aus der Lage der Tetradenzellen ergibt (Fig. 77 u. 78). Die Tetradenzellen sind einkernig. Die drei oberen degenerieren (Fig. 79); die chalazale konstituiert den achtkernigen Embryosack.

Der einkernige Embryosack nimmt kräftig an Grösse zu, und Körner, die an Stärke erinnern, beginnen in ihm aufzutreten. Das Plasma, das anfangs von gewöhnlicher Beschaffenheit ist, nimmt später eine charakteristische Struktur in Form eines breitmaschigen Netz-

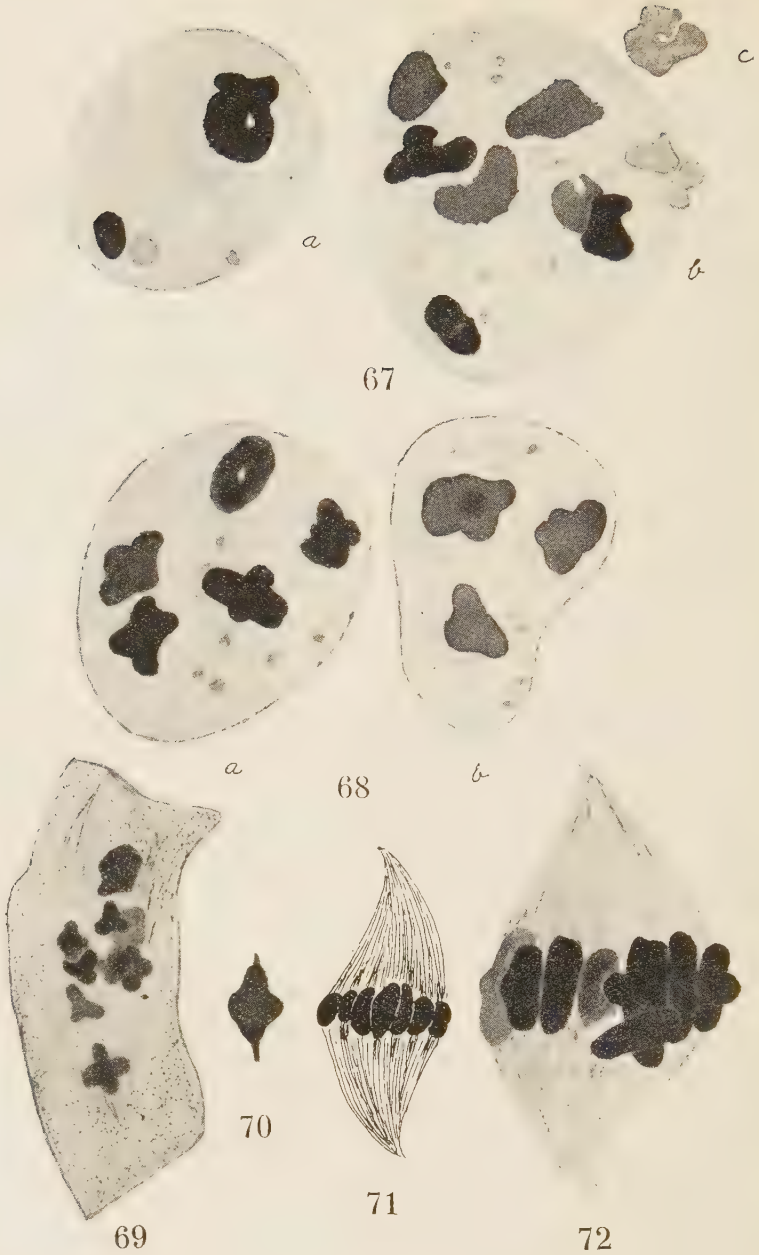


Fig. 67—72. *Bomarea Caldasii*. Fig. 67 a, b, c. Der Kern der E. M. Z. in Diakinese. Drei aufeinander folgende Schnitte. Vergr. 2025: 1. Fig. 68 a, b. Die neun Gemini im Kern der E. M. Z. auf zwei Schnitte verteilt. Vergr. 2025: 1. Fig. 69. E. M. Z. Stadium zwischen der Diakinese und der Metaphase der heterotypischen Teilung. Sämtliche neun Doppelchromosomen sichtbar. Vergr. 1285: 1. Fig. 70. Ein Doppelchromosom von der vorigen Figur in stärkerer Vergrösserung, um die Anheftungsstelle der Lininfäden zu veranschaulichen. Vergr. 2025: 1. Fig. 71. Heterotypische Spindel. Metaphase. Vergr. 1285: 1. Fig. 72. Dasselbe. Sämtliche neun Doppelchromosomen sichtbar. Die Figur ist aus zwei aufeinander folgenden Schnitten kombiniert. Vergr. 2025: 1.

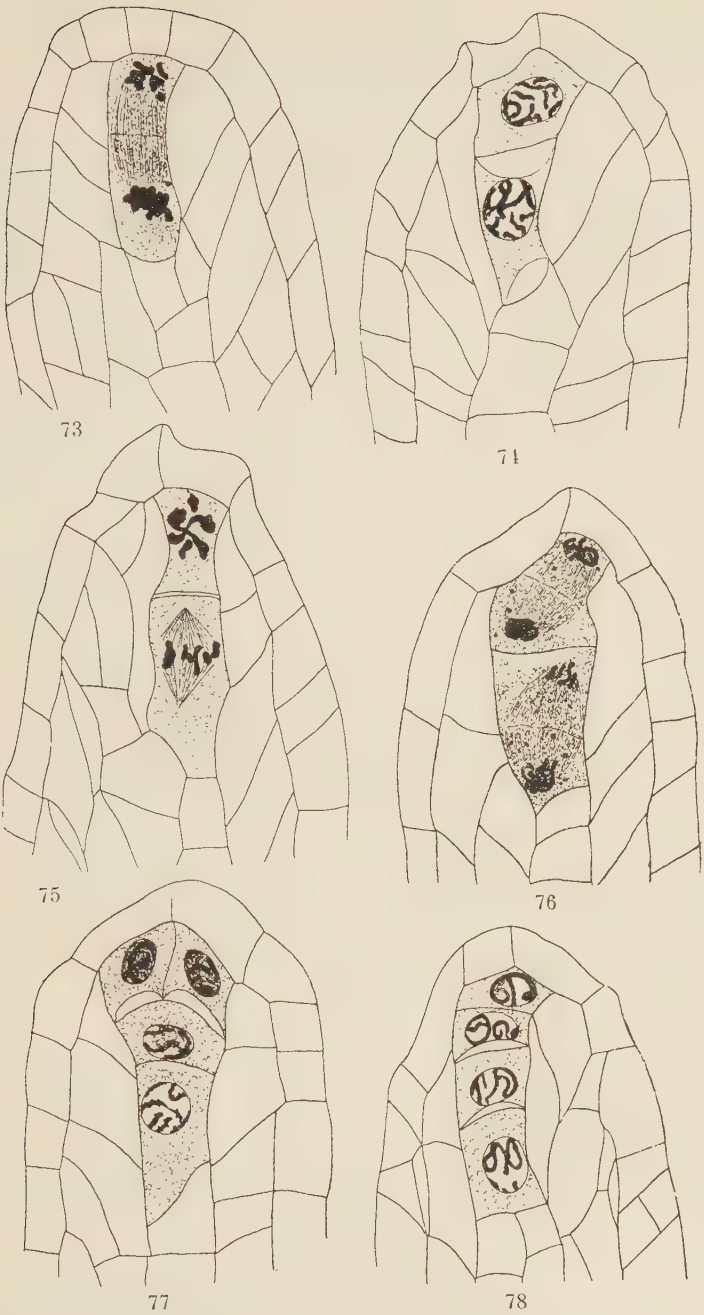


Fig. 73—78. *Bomarea Caldasii.* Fig. 73. Die heterotypische Kernteilung in Anaphase mit ausdifferenzierter Zellplatte. Vergr. 600: 1. Fig. 74. Dyade. Vergr. 600: 1. Fig. 75, 76. Die homotypische Teilung. Vergr. 600: 1. Fig. 77, 78. Tetraden. Vergr. 600: 1.

werkes an (Fig. 80, 81). In Fig. 80 u. 81 geht die erste Teilung im Sack vor sich. Die Spindel kann hierbei entweder in der Längsrichtung des Embryosackes liegen (Fig. 80), was am gewöhnlichsten ist, oder auch mehr oder weniger schräg (Fig. 81). Sie kann einen Winkel von bis 45°—90° mit einer Ebene bilden, die man sich in der Längsrichtung der Samenanlage gelegt denkt. In dem jungen zweikernigen Embryosack liegen die Kerne deshalb entweder über, neben oder schräg zueinander, aber in dem fertigen zweikernigen Sack liegt immer der eine Kern in dem mikropylaren, der andere im chalazalen Teil. Zu diesem Zeitpunkt ist der Embryosack ziemlich reich an stärkeartigen Körnern.

Fig. 82 zeigt ein Übersichtsbild einer Samenanlage, die einen zweikernigen Embryosack enthält. Die Mikropyle liegt unmittelbar unter der obturatorartigen Ausbuchtung des Funiculus. Das äussere Integument ist kurz und nimmt nicht an der Bildung der Mikropyle teil.

Diese Beschreibung der Ausbildung der Integumente und des Funiculus passt vollkommen auf eine Samenanlage, die einen fertigen Embryosack enthält.

Der unbefruchtete fertige Embryosack nimmt die obere Hälfte des Nuzellus ein und hat oben die Nuzellusepidermis verdrängt, so dass er dort von dem inneren Integument umgeben ist, das schwachen Tapetumcharakter angenommen hat, jedoch keineswegs so auffällig wie bei *Vellozia elegans* (s. u). Das spärliche Plasma des Sackes hat nicht mehr das Aussehen eines breitmaschigen Netzwerkes, sondern ist von gewöhnlicher Beschaffenheit. Die Synergiden sind oben etwas spitz und nach unten hin breit, mit einer Vakuole im unteren Teil, oberhalb deren der Kern liegt. Sie haben keinen Fadenapparat. Die Eizelle ist plasmaarm, mit dem Kern im unteren Teil, wo sich das spärliche Plasma befindet. Im unteren Teil des Embryosackes oberhalb der drei ziemlich grossen einkernigen Antipoden, deren Kern sehr intensiv gefärbt wird, liegt der voluminöse Zentralkern. In seltenen Ausnahmsfällen fand ich, dass sich in befruchtungsreifen Embryosäcken die beiden Polkerne nicht zu einem Zentralkern vereinigt hatten. Die stärkeartigen Körner fehlen in dem fertigen Embryosack.

In einem Fruchtknoten, der ausnahmsweise geschwollen war, enthielten einige Samenanlagen ziemlich alte Endospermstadien, welche dem rein nuklearen Typ angehören. Die Eizelle ist ungeteilt, wenn sich eine grosse Anzahl freier Endospermkerne im Embryosack befinden.

Alstroemeria pulchella. Die anatropen, bitegmischen Samenanlagen sind keineswegs so zahlreich wie bei *Bomarea Caldasii.* In jeder der zwei Längsreihen eines Fruchtknotenfaches finden sich oft nur drei Samenanlagen. Diese letzteren sind tenuinuzellat, und die heterotypische Teilung der Embryosackmutterzelle lässt zwei Dyadenzellen entstehen, in denen ich homotypische Spindeln in Metaphase wahrgenommen habe. Wahrscheinlich werden vier Tetradenzellen gebildet, aber mit voller Sicherheit kann ich mich hierüber nicht aussprechen. Oberhalb des einkernigen Embryosackes kann man verdrängte Schwesterzellen beobachten. In dem zweikernigen Embryosack treten Körner auf, die von Jodjodkalium rot-violett gefärbt werden und also nicht aus gewöhnlicher Stärke bestehen können. Die zweite Teilung im Embryosack habe ich sowohl beobachtet, wenn sich die beiden Spindeln, die transversal stehen, im Metaphase- als auch, wenn sie sich im Anaphasestadium befinden.

Guignard (1889) hat einige Angaben über den Befruchtungsprozess und die Teilung der Eizelle bei *Alstroemeria psittacina* (= *A. pulchella*) gemacht. Die reduzierte Chromosomenzahl 8 wird nach ihm sowohl im Pollen als auch im Gamophyten der Samenanlage angetroffen. Er sagt u. a. (l. c. S. CXXI): »Après la pénétration du noyau mâle dans l'oosphère, il arrive très fréquemment que l'une des synergides non seulement persiste comme dans la Fritillaire, mais encore s'accroît au point de devenir aussi grosse que l'œuf; comme lui, elle s'entoure d'une membrane cellulosique, mais elle ne possède pas de vacuole dans sa partie supérieure.» Wenn die Eizelle ihre Teilung durchmacht, beobachtete er die diploide Chromosomenzahl 16.

Die Entwicklung des Gynäceums bei *Alstroemeria versicolor* ist von Payer (1857) studiert worden.

Die Staubblätter.

Bomarea Caldasii. Fig. 83 zeigt den Kern einer Pollenmutterzelle in Diakinese. Die Anzahl der Gemini ist neun. In dem abgebildeten Kern liegen sie alle in einem Schnitt. Die Pollenbildung ist sukzessiv. In Fig. 84 ist ein Stadium der heterotypischen Teilung abgebildet, wenn eine Zellplatte in der Äquatorialebene ausdifferenziert ist. Wenn sich der Kern der Pollenmutterzellen in Synapsis befindet, sind die Tapetenzellen ein- oder zweikernig (Fig. 86, 87). Die beiden Kerne der Tapetenzellen entstehen hier immer durch wirkliche Mitosen, und Prophasestadien und Spindeln sind in meinen

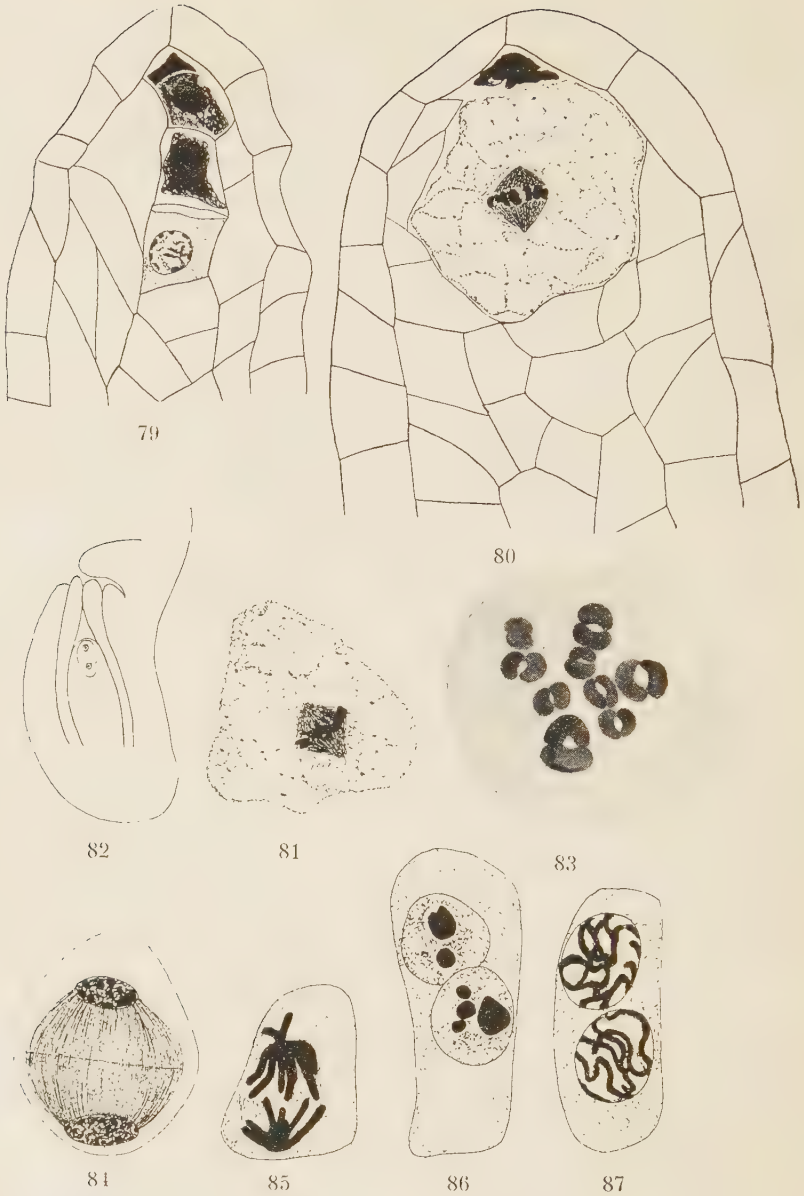


Fig. 79—87. *Bomarea Caldasii*. Fig. 79. Einkerniger Embryosack. Vergr. 600: 1. Fig. 80, 81. Die erste postmeiotische Teilung. Vergr. 600: 1. Fig. 82. Samenanlage mit einem zweikernigen Embryosack. Schematisch. Vergr. 60: 1. Fig. 83. Kern einer P. M. Z. in Diakinese. Neun Gemini. Vergr. 1350: 1. Fig. 84. P. M. Z. Heterotypische Teilung. Die Zellplatte tritt deutlich in der Äquatorialebene hervor. Vergr. 760: 1. Fig. 85. Mitose in einer Tapetenzelle. Vergr. 860: 1. Fig. 86, 87. Zweikernige Tapetenzellen. Vergr. 860: 1.

Präparaten sehr gewöhnlich (Fig. 85). Wenn die Pollensäcke Dyaden, Tetraden und einkernige Pollenkörner enthalten, zeigen die Kerne der Tapetenzellen ein degeneriertes Aussehen. Ein Periplasmodium wird nicht gebildet.

Alstroemeria pulchella. Im Diakinesestadium sind die Gemini in den Pollenmutterzellen gross. Es ist bereits früher von GUIGNARD (1889, 1891) festgestellt worden, dass die haploide Chromosomenzahl nicht nur bei *Alstroemeria pulchella* (= *A. psittacina*), sondern auch bei *Alstroemeria Pelegrina* (GUIGNARD 1884) 8 ist, und dieselbe haploide Zahl fand STRASBURGER (1882 b) bei *Alstroemeria »chilensis»*. Ich kann die Richtigkeit von GUIGNARDS Angabe für *Alstroemeria pulchella* bestätigen, wo meine Zählungen in Pollenmutterzellen, deren Kern sich in Diakinese befand, sowie in Metaphaseplatten von der heterotypischen und homotypischen Teilung vorgenommen wurden. Die Pollenbildung bei *Alstroemeria pulchella* gehört dem sukzessiven Typ an, was auch bei *Alstroemeria Pelegrina* der Fall ist (GUIGNARD 1884).

Die Tapetenzellen sind bei *Alstroemeria pulchella* oft zweikernig, wenn die Pollenmutterzellen heterotypische Teilung erfahren. Auch bei dieser kommt keine Plasmodiumbildung vor.

Die Hypoxis-Gruppe.

Mein Material umfasst *Curculigo recurvata* Dryand. sowie *Hypoxis decumbens L.* und *H. villosa L.*[1] und stammt aus dem Gewächshaus des botanischen Gartens zu Uppsala. Nur *Hypoxis decumbens* setzt Frucht an. Meine Beobachtungen über die beiden anderen sind deshalb nicht so zahlreich. Für *Curculigo recurvata* hat indes PALM (1922) eine vollständige Schilderung der Samenanlagenentwicklung in Aussicht gestellt.

Die Entwicklung der Samenanlagen.

Curculigo recurvata. PAX, der die Familie *Amaryllidaceae* in ENGLER-PRANTL (1888) bearbeitet hat, sagt u. a. folgendes über den Fruchtknoten der *Amaryllidaceen*: »Die Blüten besitzen drei Fruchtblätter, welche stets einen vollkommen gefächerten Fruchtknoten bilden; nur bei *Curculigo* ist die Fächerung im oberen Teile des Fruchtknotens eine weniger vollkommene» (ENGLER-PRANTL 1888 S. 99).

[1] Die beiden *Hypoxis*-Arten sind nicht mit Sicherheit bestimmt.

Fig. 88 a stellt einen Querschnitt durch den unteren Teil des Fruchtknotens dar. Er ist dreifächerig, und die Verwachsungslinien zwischen den Fruchtblättern sind nicht sichtbar. Fig. 88 b zeigt einen Querschnitt durch den mittleren, Fig. 88 c durch den oberen Teil des Fruchtknotens und Fig. 88 d einen solchen an dem Übergang zwischen dem Fruchtknoten und dem Griffel. Aus Fig. 88 b, c, d geht hervor, dass der Fruchtknoten im mittleren und oberen Teil unvollständig dreifächerig ist. Fig. 88 e zeigt einen Querschnitt durch den dicken Griffel und die Form des Griffelkanals. Der Griffel ist sogar dicker als der Fruchtknoten. Fig. 88 a, b, c, d, e sind mit derselben Vergrösserung gezeichnet. In Fig. 88 e sind die Gefässbündel punktiert.

Die Samenanlagen sitzen in zwei längsgerichteten Reihen in jedem Fach. In jeder Längsreihe befinden sich nur einige wenige, drei oder vier, anatrope Samenanlagen. Wenn die subepidermale Archesporzelle zuerst wahrnehmbar ist, tritt das innere Integument deutlich hervor, das äussere ist dann nur als ein kleiner Rand sichtbar. Die Archesporzelle wird direkt zur Embryosackmutterzelle. *Curculigo recurvata* ist also tenuinuzellat in Asplunds Sinne. Nach einem Diakinesestadium in einer Embryosackmutterzelle konnte ich feststellen, dass die Zahl der Gemini niedrig ist, approximativ gegen 10. Die homotypischen Spindeln, welche einmal beobachtet wurden, waren so orientiert, dass die obere einen rechten Winkel mit der unteren bildete, die in der Längsrichtung der Samenanlage lag. In einem Falle, wo ich eine Tetrade beobachtete, hatte dieselbe T-Form. Von den vier Megasporen der Tetrade enthielt jede einen Kern. Die drei oberen Megasporen degenerieren, die untere konstituiert den Embryosack. In meinem Material beobachtete ich nur ein-, zwei- und vierkernige Embryosäcke, doch wird später sicher ein achtkerniger Sack gebildet.

In Samenanlagen, die eine Tetrade enthalten, hat das äussere Integument noch nicht völlig dieselbe Höhe erreicht wie das innere. Letzteres ist zu diesem Zeitpunkt zwei Zellschichten, ersteres 2—3 Zellschichten dick. Wenn der Embryosack zweikernig ist, ist das äussere Integument in gleiche Höhe mit dem inneren gekommen. Die Integumente sind allerdings höher gewachsen als die Nuzellusspitze, aber die Mikropyle ist noch nicht geschlossen. Über dem zweikernigen Embryosack sind noch Reste der degenerierten Megasporen zu bemerken.

Hypoxis decumbens. Der Fruchtknoten ist wie bei *Curculigo*

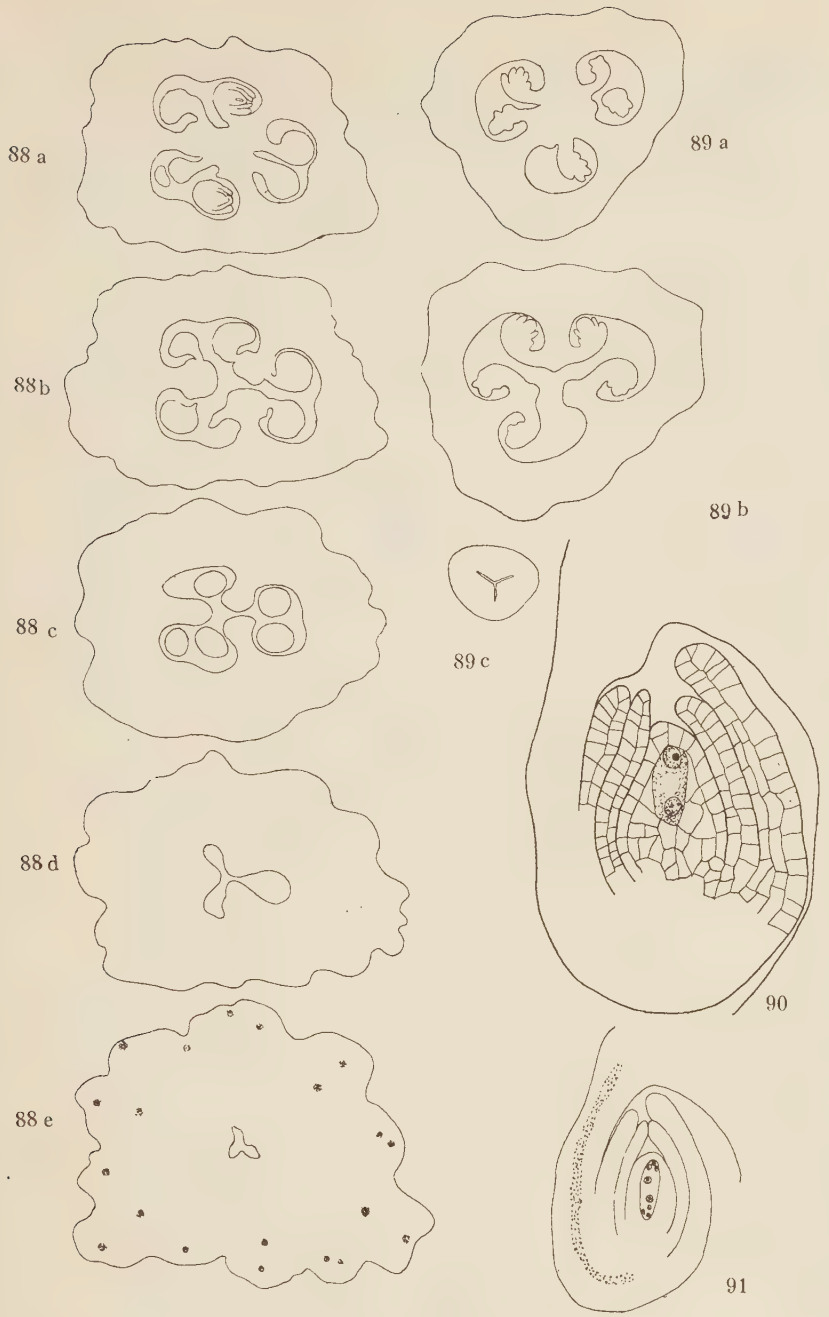


Fig. 88. *Curculigo recurvata.* Fig. 89—91. *Hypoxis decumbens.* Fig. 88 a, b, c. Querschnitt durch den unteren, mittleren und oberen Teil des Fruchtknotens. Vergr. 20: 1. Fig. 88 d. Querschnitt an dem Übergang zwischen dem Fruchtknoten und dem Griffel. Vergr. 20: 1. Fig. 88 e. Der Griffel im Querschnitt. Vergr. 20: 1. Fig. 89 a, b, c. Querschnitt durch den unteren und oberen Teil des Fruchtknotens sowie durch den Griffel. Vergr. 30: 1. Fig. 90. Übersichtsbild einer Samenanlage, die Ausbildung der Integumente zeigend, wenn der Embryosack zweikernig ist. Vergr. 190: 1. Fig. 91. Übersichtsbild einer Samenanlage, wenn der Embryosack achtkernig ist. Vergr. 80: 1.

recurvata im unteren Teil vollständig, im mittleren und oberen dagegen unvollständig dreifächerig (Fig. 89 a, b). Fig. 89 c zeigt einen Querschnitt durch den Griffel mit dem Griffelkanal in Form eines dreizackigen Sternes. Die anatropen Samenanlagen, welche zentralwinkelständig sind, sitzen in jedem Fach in zwei längsgerichteten Reihen, und in jeder solchen Längsreihe finden sich ungefähr zehn Samenanlagen.

Ehe noch die Samenanlage eine Tendenz zu Umbiegung zeigt, tritt das innere Integument in Form einer kleinen Kante hervor; dagegen ist das äussere dann noch kaum wahrnehmbar. Schon in diesem jungen Stadium tritt die subepidermale Archesporzelle in der Samenanlage deutlich hervor. Wenn sich letztere in diesem Entwicklungsstadium befindet, erfahren die Pollenmutterzellen Tetradenteilung.

Zu dem Zeitpunkt, in dem die homotypische Teilung in der Samenanlage stattfindet, treten sowohl das äussere als das innere Integument hervor, wenn auch das erstere kürzer ist als das letztere. Das äussere ist auch auf der Funikularseite gut entwickelt. Sowohl das äussere als das innere Integument sind zwei Zellschichten dick. Die Samenanlage bildet zu diesem Zeitpunkt einen rechten Winkel mit dem Funiculus.

Fig. 90 zeigt die Ausbildung der Integumente, wenn sich der Embryosack im Zweikernstadium befindet. Die Samenanlage ist nun vollständig umgebogen.

Die Entwicklung der Integumente im Achtkernstadium des Embryosackes ist aus Fig. 91 ersichtlich. Das Gefässbündel im Funiculus ist auf der Figur punktiert.

In Samenanlagen, die einen fertigen Embryosack enthalten, ist das äussere Integument 3—4 Zellschichten, das innere dagegen noch immer zwei Zellschichten dick. Die Spitze des inneren Integumentes wächst ein Stück aufwärts über die Nuzellusspitze.

In noch älteren Samenanlagen verlängern sich die äusseren Epidermiszellen des äusseren Integumentes um die Mikropyle erheblich.

Die subepidermale Archesporzelle wird direkt, also ohne eine Deckzelle abzutrennen, zur Embryosackmutterzelle, welche ziemlich gross wird und an der Spitze einer axilen Zellreihe liegt. Sowohl *Curculigo recurvata* als *Hypoxis decumbens* sind also tenuinuzellat. Mitunter kann sich bei *Hypoxis* die eine oder andere Zelle der Nuzellusepidermis periklin teilen (Fig. 92 u. 94). Wenn sich der Kern der Embryosackmutterzelle in Diakinese befindet, sind die Gemini ziemlich gross, bisweilen konnte ihre Anzahl auf wenigstens 20 be-

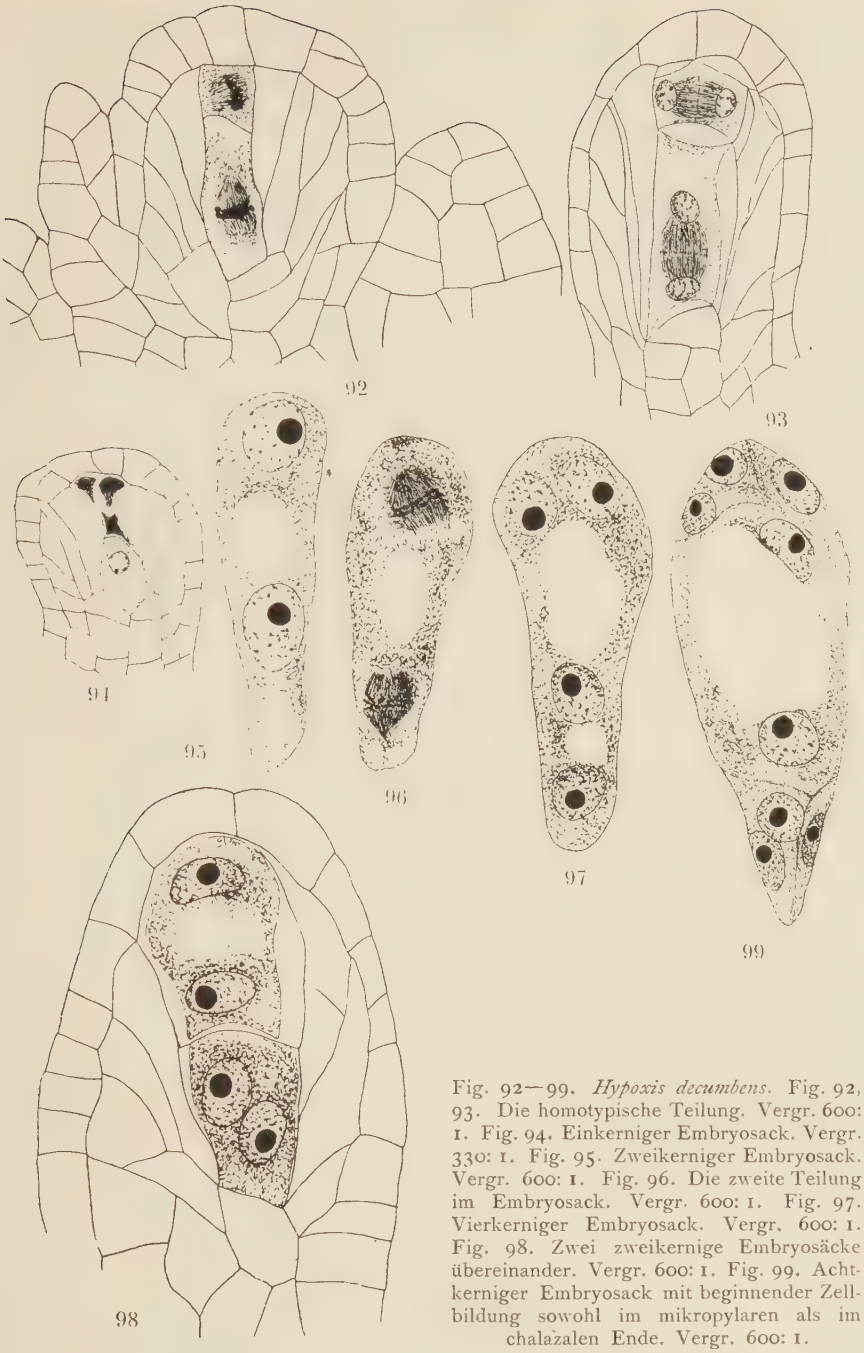


Fig. 92—99. *Hypoxis decumbens*. Fig. 92, 93. Die homotypische Teilung. Vergr. 600: 1. Fig. 94. Einkerniger Embryosack. Vergr. 330: 1. Fig. 95. Zweikerniger Embryosack. Vergr. 600: 1. Fig. 96. Die zweite Teilung im Embryosack. Vergr. 600: 1. Fig. 97. Vierkerniger Embryosack. Vergr. 600: 1. Fig. 98. Zwei zweikernige Embryosäcke übereinander. Vergr. 600: 1. Fig. 99. Achtkerniger Embryosack mit beginnender Zellbildung sowohl im mikropylaren als im chalazalen Ende. Vergr. 600: 1.

stimmt werden. Wenn man in einem Fruchtknoten Tetradenteilungsstadien in den Samenanlagen antrifft, so findet man in der Regel Stadien von der Embryosackmutterzelle bis zum einkernigen Embryosack. Als Resultat der ersten Teilung der Embryosackmutterzelle, die mit einer Chromosomenreduktion verbunden ist, entstehen zwei Zellen, von denen die chalazale bedeutend grösser ist als die mikropylare. Fig. 92 und 93 zeigen die homotypische Teilung. In der unteren Dyadenzelle liegt die Spindel stets in der Längsrichtung der Samenanlage, in der oberen gewöhnlich mehr oder weniger schräg. Sehr selten findet man, dass beide homotypische Spindeln in der Längsrichtung der Samenanlage liegen. Es werden vier Tetradenzellen gebildet. Die drei oberen degenerieren, die chalazale bildet den Embryosack. Fig. 94 zeigt einen einkernigen Embryosack und Fig. 95 einen zweikernigen. In dem zweikernigen Sack fand sich immer eine Vakuole zwischen den Kernen und oft eine kleine Vakuole im chalazalen Ende. Oberhalb des zweikernigen Embryosackes sind nur Reste der degenerierten Megasporen wahrnehmbar. Fig. 96 zeigt die zweite Teilung im Embryosacke. Die Spindel im chalazalen Teil liegt sicherlich immer in der Längsrichtung des Embryosackes wie in Fig. 96, denn in allen vierkernigen Embryosäcken (Fig. 97) liegen zwei Kerne im chalazalen Ende übereinander, meist durch eine Vakuole getrennt. Die Spindel, die bei der zweiten Teilung im Embryosack im mikropylaren Teile des Sackes liegt, dürfte stets eine mehr oder weniger schräge Lage haben, denn in allen vierkernigen Embryosäcken liegen zwei Kerne neben- oder schräg zueinander im oberen Teile des Embryosackes. In einer Samenanlage eines Fruchtknotens, dessen übrige Samenanlagen zweikernige Embryosäcke oder die zweite Teilung im Sack enthielten, fand ich ausnahmsweise zwei zweikernige Embryosäcke übereinander liegend (Fig. 98). Es wäre denkbar, dass die Samenanlage zwei Embryosackmutterzellen enthalten hat, die beide heterotypische Teilung mit ausgebliebener Wandbildung erfahren haben. Für wahrscheinlicher halte ich es jedoch, dass Wandbildung bei der homotypischen Teilung ausgeblieben ist. Eine dritte Möglichkeit wäre, dass in einer Tetrade zwei Megasporen zu keimen begonnen hätten, was indes wenig glaubhaft erscheint, da keine degenerierten Tetradenzellen in der Samenanlage angetroffen werden können. Es scheint, als ob der obere der beiden Säcke die grösste Aussicht habe, sich weiter zu entwickeln. Die vier Kerne im Embryosack haben dieselbe Lage wie in Fig. 97, wenn sie sich in Prophase zur dritten Teilung

im Embryosacke befinden. Fig. 99 zeigt einen jungen achtkernigen Embryosack, in welchem indes bereits Zellbildung sowohl im mikropylaren als im chalazalen Ende begonnen hat. Die Zellbildung beginnt gleichzeitig in beiden Enden. In etwas älteren Embryosäcken trifft man die Polkerne in der Mitte des Sackes.

Der Embryosack hat allmählich an Grösse zugenommen, so dass der befruchtungsreife Sack mehr als die obere Hälfte des Nuzellus einnimmt. Im oberen Teil der Samenanlage hat er an den Seiten das Nuzellusgewebe verdrängt, so dass nur die Nuzellusepidermis übrig ist. Der fertige Embryosack ist bei den beiden untersuchten *Hypoxis*-Arten vollkommen gleich gebaut. Fig. 100 zeigt einen Längsschnitt durch den fertigen Embryosack von *Hypoxis villosa*. Die Eizelle ist nicht mit auf den abgebildeten Schnitt gekommen, aber auf Fig. 101 sichtbar. Sie ist eiförmig und ziemlich breit an der Wand befestigt. Ihr Kern liegt in dem unteren, plasmareichen Teil, während eine Vakuole den oberen Teil der Eizelle einnimmt. Die Synergiden sind kürzer als die Eizelle und ziemlich breit an der Wand befestigt. Wie aus Fig. 100 hervorgeht, sind sie nach unten hin mit einer Vakuole versehen, und der Kern liegt in dem oberen, plasmareichen Teil. Leisten und Fadenapparat fehlen. Der befruchtungsreife Embryosack ist sehr plasmaarm. Eine dünne Plasmabrücke führt von dem Eiapparat zu den Polkernen. Der grösste Teil des vorhandenen Plasmas liegt im unteren Teil des Embryosackes oberhalb der Antipoden. In diesem Plasma befinden sich die beiden Polkerne in dem befruchtungsreifen Embryosack. Sie liegen dicht aneinander und sind gewöhnlich mit je einem Nukleolus ausgestattet. Bei *Hypoxis villosa* enthält jedoch oft jeder Polkern ein paar Nukleolen (Fig. 100). In einer kleinen Antipodentasche liegen die drei kleinen Antipodenzellen, welche degeneriert sind, ehe noch die Befruchtung erfolgt ist. Auch die frischen Antipodenzellen, welche einkernig sind, sind verhältnismässig klein. Noch in ziemlich weit vorgeschrittenen Endospermstadien lassen sich die drei degenerierten Antipoden meist deutlich unterscheiden (Fig. 103, 104, 105). In Embryosäcken, in denen der Pollenschlauch eine Synergide zerstört hat, sind die beiden Polkerne zu einem grossen Kern mit ein oder zwei Nukleolen verschmolzen (Fig. 101). Spermakerne habe ich nicht beobachtet.

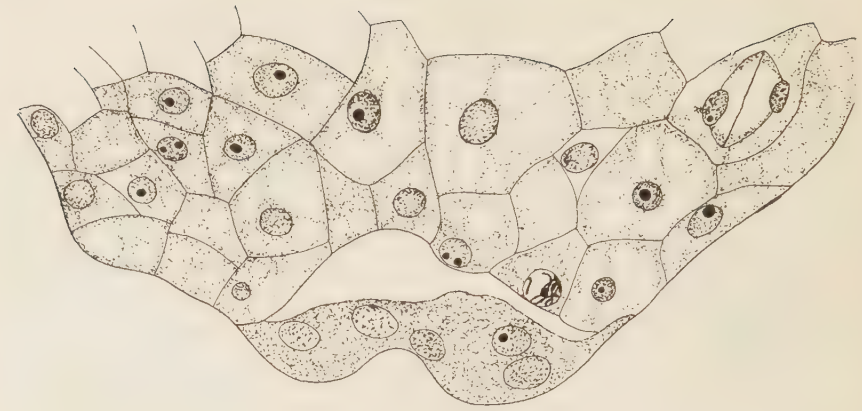
Ehe ich die Schilderung der Embryosackentwicklung fortsetze, will ich mit einigen Worten auf meine Beobachtungen über den Weg des Pollenschlauches eingehen. Die drei Narbenlappen sind keulenartig vereinigt. Die auf diese Weise gebildete Narbe ist nahezu ebenso

Fig. 100. *Hypoxis villosa*. Fig. 101—106. *Hypoxis decumbens*. Fig. 100. Befruchtungsreifer Embryosack. Vergr. 600: 1. Fig. 101. Embryosack, in dem der Pollenschlauch eine Synergide zerstört hat. Vergr. 330: 1. Fig. 102. Teilung des Zentralkerns. Vergr. 600: 1. Fig. 103. Die erste Kernteilung in dem zentralen Endosperm. Die basale Zelle einkernig. Vergr. 190: 1. Fig. 104. Vier freie Kerne in der oberen Kammer; die erste Kernteilung in der basalen Zelle. Vergr. 120: 1. Fig. 105. Die vier ersten Kerne des zentralen Endosperms in Teilung. Die basale Zelle zweikernig. Vergr. 120: 1. Fig. 106. Vierzelliger Embryo. Vergr. 600: 1.

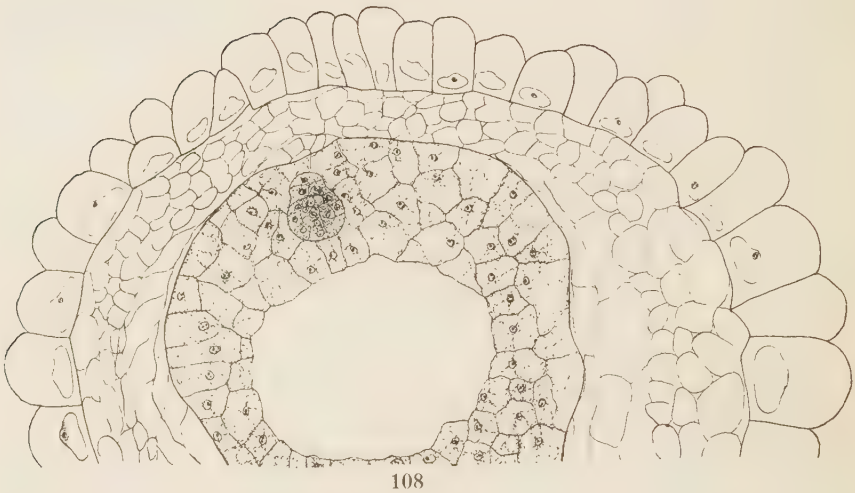
lang wie der Griffel und an der Aussen- und Oberseite mit Narbenpapillen versehen. An diesen bleiben zahlreiche Pollenkörner hängen. Ich habe konstatiert, dass Autogamie bei *Hypoxis decumbens* vorkommt

oder wenigstens vorkommen kann. Wenn die Staubblätter fertig sind, schliessen sich nach einiger Zeit die Perigonblätter, die vorher auseinandergespreizt waren; hierdurch werden die Staubbeutel gegen die Narbe gedrückt, und es erfolgt Selbstpollination. Das Pollenkorn keimt mit einem Pollenschlauch, und die Pollenschläuche folgen dem Griffelkanal bis zu den Fruchtknotenfächern. Längs des ganzen Griffelkanals konnte ich den Weg der Pollenschläuche verfolgen, dagegen gelang es mir nicht, ihren weiteren Weg bis zur Mikropyle zu beobachten.

Der Pollenschlauch ergiesst seinen Inhalt in die eine Synergide, die dabei zerstört wird (Fig. 101). Die befruchtete Eizelle teilt sich ziemlich spät. Wenn der primäre Endospermkern seine Teilung durchmacht, befindet er sich im unteren Teil des Embryosackes, wo das Plasma hauptsächlich angesammelt ist (Fig. 102). Die Teilung des Zentralkerns habe ich in Anaphase nur einmal beobachtet, und da war noch keine Zellplatte ausdifferenziert. Als Resultat dieser Teilung entsteht eine kleine basale, nackte Zelle und eine grosse obere Kammer. Von den zwei ersten Endospermkernen kommt der eine in den oberen Teil der basalen Zelle zu liegen, der andere erhält seinen Platz, von Plasma umgeben, mitten in der oberen Kammer längs der einen Wand. Das obere Fach ist im übrigen sehr plasmaarm. Der Kern in ihm teilt sich zuerst (Fig. 103). Fig. 104 zeigt ein Stadium, wo sich vier freie Kerne in der oberen Kammer und eine Kernspindel in der basalen Zelle befinden. In Fig. 105 werden vier Kernspindeln in dem oberen Fach angetroffen, während die basale Zelle zwei freie Kerne enthält. Die Eizelle ist in diesem Stadium noch ungeteilt. Sowohl in der oberen Kammer als in der basalen Zelle wird eine immer grössere Anzahl Kerne gebildet, jedoch so, dass auch im weiteren Verlauf die Kernanzahl in dem oberen Fach immer grösser ist als in der basalen Zelle. Sowohl in der oberen als in der unteren Partie erfolgen die indirekten Kernteilungen simultan. In einem Embryosack, der einen vierzelligen Embryo enthielt (Fig. 106), konnten ungefähr 60 Kerne in der oberen Kammer gezählt werden, während die basale Zelle acht Spindeln enthielt. Wenn das basale Endosperm aus 16 Kernen oder Spindeln besteht, befindet sich in dem oberen, plasmaarmen Fach eine grosse Anzahl freier Kerne, die längs den Wänden der grossen Kammer liegen. Fig. 107 zeigt den unteren Teil des Embryosackes in einem reifen Samen. In der basalen Zelle befinden sich dann mindestens 32 freie Kerne. In dem oberen Fach ist Zellbildung eingetreten, so dass die ganze Kammer mit Ausnahme der Mittelpartie von einkernigen Zellen gefüllt ist.



107



108

Fig. 107, 108. *Hypoxis decumbens.* Fig. 107. Längsschnitt durch den unteren Teil des Embryosackes in einem reifen Samen. Vergr. 330: 1. Fig. 108. Längsschnitt durch den oberen Teil eines reifen Samens. Vergr. 120: 1.

Fig. 108 zeigt einen Schnitt durch den oberen Teil eines reifen Samens. Der Embryo, welcher sehr klein ist, ist mit einem kurzen, breiten Suspensor versehen. Die Epidermiszellen der Samenschale haben ein sehr kleines Lumen und ausserordentlich verdickte Aussenwände.

Hypoxis villosa. Die Anzahl der Samenanlagen ist hier nicht so gross wie bei *Hypoxis decumbens.* In jeder der zwei Längsreihen jedes Fruchtknotenfaches befinden sich ungefähr sechs Samenanlagen. Die wenigen verschiedenen Entwicklungsstadien der Samenanlage und

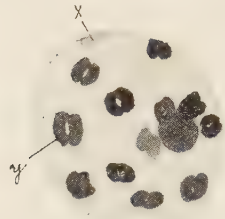
des Embryosackes, die ich beobachtet habe, weichen in keiner Weise von den entsprechenden bei *Hypoxis decumbens* ab. Die Art scheint selbststeril zu sein.

Die Staubblätter.

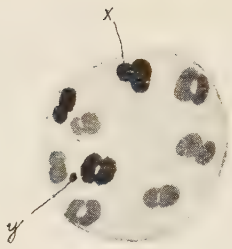
Curculigo recurvata. In Staubblättern, die Pollenmutterzellen mit dem Kern in sehr frühen Prophasestadien enthalten, sind die Tapetenzellen klein und isodiametrisch. Zwischen dem Tapetum und der Epidermis liegen zwei Zellschichten. Wenn sich der Kern der Pollenmutterzellen in Synapsis befindet, sind die plasmareichen Tapetenzellen oft mehrkernig geworden. Schon jetzt beginnen die Grenzen zwischen den Tapetenzellen undeutlich zu werden. Durch Palm (1920) wissen wir, dass die Pollenbildung sukzessiv ist. Zu dem Zeitpunkt, in dem die Staubblätter Pollentetraden mit dicker Wand enthalten, haben die Wände der Tapetenzellen begonnen, sich aufzulösen. Hier und da wachsen von den Tapetenzellen schlauchförmige Fortsätze mit zahlreichen, grossen Kernen zwischen die Pollentetraden hinein. Diese Fortsätze verzweigen sich oft und nehmen recht wechselnde Formen an. Ihr Plasma ist dicht und homogen. Etwas später treffen sich die Fortsätze in der Mitte, und es wird ein sog. Periplasmodium gebildet. Fig. 3 auf Taf. I zeigt ein Stadium aus der Entwicklung des Periplasmodiums in dem Zeitpunkt, wo die Pollensäcke Tetraden enthalten. Auf Taf. I Fig. 4, wo die Pollenkörner mit einem vegetativen und einem generativen Kern versehen und mit aufgespeicherter Nahrung vollgepfropft sind, befindet sich das Periplasmodium in weit vorgeschrittenem Rückgang.

Wenn die dicken Wände der Pollentetraden aufgelöst sind, aber die vier Tetradenzellen sich noch nicht nennenswert voneinander getrennt haben, ist die Entwicklung in der Samenanlage nicht weiter gelangt, als dass sich der Kern der Embryosackmutterzelle in Synapsis oder Diakinese oder dazwischenliegenden Stadien befindet. Auch wenn die Pollensäcke einkernige Pollenkörner enthalten, hat in den Samenanlagen oft die heterotypische Teilung noch nicht stattgefunden.

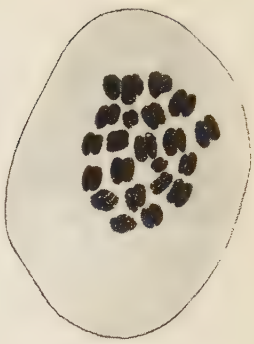
Hypoxis decumbens. Die Wand des Pollensackes besteht aus ebenso vielen Schichten wie bei *Curculigo recurvata.* Der Kern der Pollenmutterzellen enthält im Diakinesestadium 22 Gemini, alle ungefähr von derselben Grösse. Fig. 109 a und b zeigen zwei aufeinander folgende Schnitte des Kernes einer Pollenmutterzelle mit Gemini. Zwei der Gemini, x und y, haben sich auf beide Schnitte verteilt. In der



109 a



109 b



110

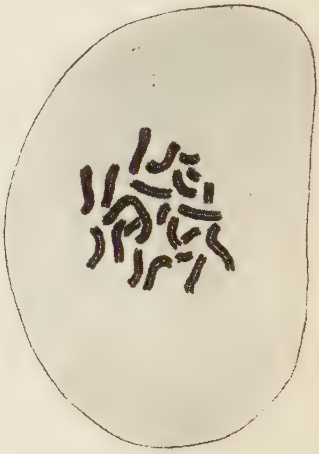
111 a

111 b

112

113

114

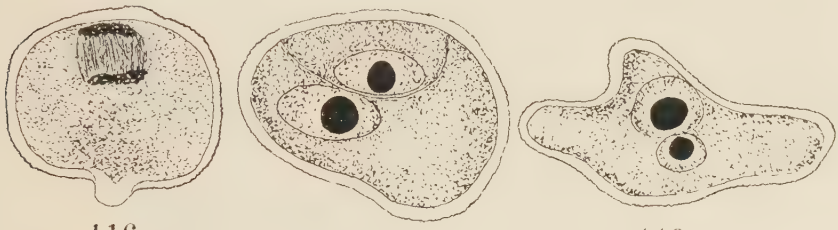


115

Fig. 109—115. *Hypoxis decumbens*. Fig. 109 a, b. Kern einer P. M. Z. Zwei konsekutive Schnitte. Diakinese. Vergr. 2025: 1. Fig. 110. P. M. Z. 22 Doppelchromosomen. Vergr. 2025: 1. Fig. 111 a, b. In der P. M. Z. ein Metaphasestadium der heterotypischen Kernteilung. Zwei aufeinander folgende Schnitte. Vergr. 2025: 1. Fig. 112. P. M. Z. Telophase der heterotypischen Teilung mit ausdifferenzierter Zellplatte. Vergr. 1285: 1. Fig. 113. Die homotypische Teilung. Metaphase. Die haploide Chromosomenzahl kann approximativ zu 22 bestimmt werden. Vergr. 2025: 1. Fig. 114. Einkerniges Pollenkorn. Der Kern in Prophase. Vergr. 1285: 1. Fig. 115. Die erste Teilung im Pollenkorn. Metaphase. 22 haploide Chromosomen. Das Bild ist nach einem Schnitt gezeichnet. Vergr. 2025: 1.

auf Figur 110 abgebildeten Pollenmutterzelle, deren Kern sich in einem Stadium kurz vor der Metaphase befindet, sind alle Doppelchromosomen mit auf einen Schnitt gekommen. Fig. 111 a zeigt die heterotypische Spindel in Metaphase. In diesem Schnitt befinden sich 21 Chromosomen, das 22. kommt im nächsten Schnitt (Fig. 111 b).

Aus der von Tischler (1922) publizierten Liste über bisher bekannte Chromosomenzahlen geht hervor, dass die haploide Chromosomenzahl 22, welche *Hypoxis decumbens* aufweist, sehr selten bei den Angiospermen vorkommt. Für einige, wie *Peltandra undulata,* verschiedene *Muscari*-Arten und *Burmannia disticha* (l. c. S. 581, 585, 587) wird angegeben, dass die ungefähre haploide Chromosomenzahl 22 ist, aber nur für *Lampsana apogonoides* (l. c. S. 575) wird diese Zahl mit Bestimmtheit genannt.



116 117 118

Fig. 116—118. *Hypoxis decumbens.* Fig. 116. Die erste Teilung im Pollenkorn. Anaphase. Vergr. 1285: 1. Fig. 117. Die vegetative und generative Zelle im Pollenkorn. Vergr. 1285: 1. Fig. 118. Fertiges Pollenkorn. Vergr. 1285: 1.

Die Pollenbildung folgt auch bei *Hypoxis decumbens* wie bei *Curculigo recurvata* dem sukzessiven Typ. Fig. 112 zeigt ein Telophasestadium der heterotypischen Teilung mit ausdifferenzierter Zellplatte. In den zwei durch die heterotypische Teilung entstandenen Zellen tritt sehr bald die homotypische Teilung ein. Fig. 113 zeigt ein Bild davon aus dem Metaphasestadium. Die vier Tetradenzellen lösen sich nach einiger Zeit voneinander, wodurch einkernige Pollenkörner entstehen (Fig. 114). Fig. 115 und 116 zeigen die Teilung in Meta- und Anaphase, wodurch die vegetative und generative Zelle des Pollenkornes gebildet werden. Eine ideale Kernplatte ist in Fig. 115 abgebildet. Fig. 117 zeigt die vegetative und generative Zelle. Die reifen Pollenkörner enthalten einen grossen vegetativen und einen kleinen generativen Kern, von denen jeder mit einem Nukleolus versehen ist (Fig. 118).

In Staubblättern, deren Pollenmutterzellen Kernstadien zwischen Spirem und heterotypischer Spindel enthalten, sind die Tapetenzellen

gross, plasmaarm und mit einem, zwei oder vielleicht mitunter noch mehr Kernen ausgestattet. Die Kerne sind gross und enthalten viele Nukleolen. Die Grenzen zwischen den Tapetenzellen sind im allgemeinen noch deutlich. Die Tapetenzellen wölben sich hier und da kräftig in den Pollensackraum hinein.

In älteren Stadien, wenn Pollentetraden fertig ausgebildet sind, haben sich die Wände der Tapetenzellen aufgelöst und letztere sich schwach voneinander getrennt. Hier und da sieht man, wie sich Tapetenzellen von zwei entgegengesetzten Seiten in den Pollensackraum hineinwölben und sich in der Mitte begegnen. Nun erfolgt Verschmelzung zu einem wirklichen Periplasmodium. Schlauchartige, verzweigte Fortsätze der Tapetenzellen, wie *Curculigo recurvata* sie aufwies, kommen bei *Hypoxis decumbens* nicht vor.

Wenn die Pollenkörner einkernig sind, zeigt das Periplasmodium die schönste Ausbildung. Zwischen den Pollenkörnern, welche nicht besonders dicht liegen, findet man eine zusammenhängende, jedoch nicht dichte Plasmamasse, und in dieser treten deutlich die ziemlich zahlreichen, grossen Kerne hervor.

In einem noch älteren Stadium, in dem Verdickungsleisten in der fibrösen Schicht auftreten und die Pollenkörner, die einen vegetativen und einen generativen Kern besitzen, noch wenig Inhalt haben, befindet sich das Periplasmodium in beginnendem Rückgang (Taf. I Fig. 5). Das Plasma ist sehr spärlich und zeigt grosse Lücken, aber die Kerne sind noch vollkommen wahrnehmbar und weisen noch kein Zeichen von Degeneration auf.

Sobald sich die Pollenkörner mit Reservestoffen gefüllt haben, ist nichts mehr von dem ganzen Periplasmodium zu sehen.

Hypoxis villosa. Eine Spindel in Metaphase, durch die der vegetative und generative Kern des Pollenkorns gebildet werden, ergab, dass die haploide Chromosomenzahl auch bei dieser *Hypoxis*-Art ziemlich hoch ist und approximativ gegen 22 beträgt. Das Periplasmodium ist ganz ebenso wie bei *Hypoxis decumbens*.

Velloziaceae.

Die Familie *Velloziaceae* wird oft als eine Gruppe von *Amaryllidaceae* (z. B. von Warming 1912 S. 149), oft als eine eigene Familie (z. B. in Engler-Prantl 1888 und von Wettstein 1911 S. 806)

betrachtet. Die wichtigsten Charaktere, welche die *Velloziaceen* von den *Amaryllidaceen* oder eventuell anderen *Amaryllidaceen*-Gruppen unterscheiden, sind die Plazenten, welche bei den *Velloziaceen* kräftig in die Fruchtknotenfächer hineinragen, sowie die Staubblätter, die sich oft durch Spaltung vermehrt haben und dann in Bündeln vor den Perianthblättern stehen. Die von mir untersuchte *Vellozia elegans* Talbot. hat jedoch sechs einfache Staubblätter wie die typischen *Amaryllidaceen*.

Das Material von *Vellozia elegans* ist in den botanischen Gärten von Lund und Kopenhagen gesammelt. Leider setzte *Vellozia elegans* keine Frucht an, und meine Versuche, die Pflanze zu pollinieren hatten keinen Erfolg. Ich kann also nichts über das Endosperm mitteilen. Obgleich mein Material unvollständig ist, halte ich es doch für angebracht, eine kurze Darstellung einiger Beobachtungen über die Samenanlagenentwicklung bis zum fertigen Embryosack zu geben und einige Mitteilungen über die Staubblätter zu machen, um so mehr, als in der Literatur keine Angaben über die Embryologie der *Velloziaceen* vorliegen.

Die Entwicklung der Samenanlagen.

Die lange, keulenförmige Narbe ist nur im oberen Teil mit Narbenlappen versehen. Diese und die Aussenseite der Narbe besitzen Narbenpapillen. Die Narbe ist ungefähr ebenso lang wie der Griffel. Fig. 119 zeigt einen Teil eines Querschnittes durch einen jungen Fruchtknoten. Dieser ist dreifächerig, und man sieht die überaus kräftig ausgebildeten und weit vorspringenden Plazenten, deren Anzahl in jedem Fruchtknotenfach zwei beträgt. Auf jeder Plazenta ist auf dem Querschnitt eine nicht geringe Anzahl (ca. 4—8) kleiner Höcker sichtbar, welche die erste Andeutung der Samenanlagen darstellen. Ein Längsschnitt durch einen ziemlich jungen Fruchtknoten (Fig. 120) zeigt auch schön die kräftig vorspringende Plazenta, welche eine sehr grosse Anzahl Samenanlagen trägt. Wie aus Fig. 120 hervorgeht, strecken sich die Plazenten nicht nur weit nach aussen, sondern auch aufwärts und abwärts in den Fruchtknotenfächern.

Wenn die subepidermale Archesporzelle zuerst wahrnehmbar ist (Fig. 121), ist die Samenanlage noch gerade, und die Integumente treten nur als sehr kleine Höcker hervor. Die subepidermale Archesporzelle wird direkt zur Embryosackmutterzelle, ohne dass eine

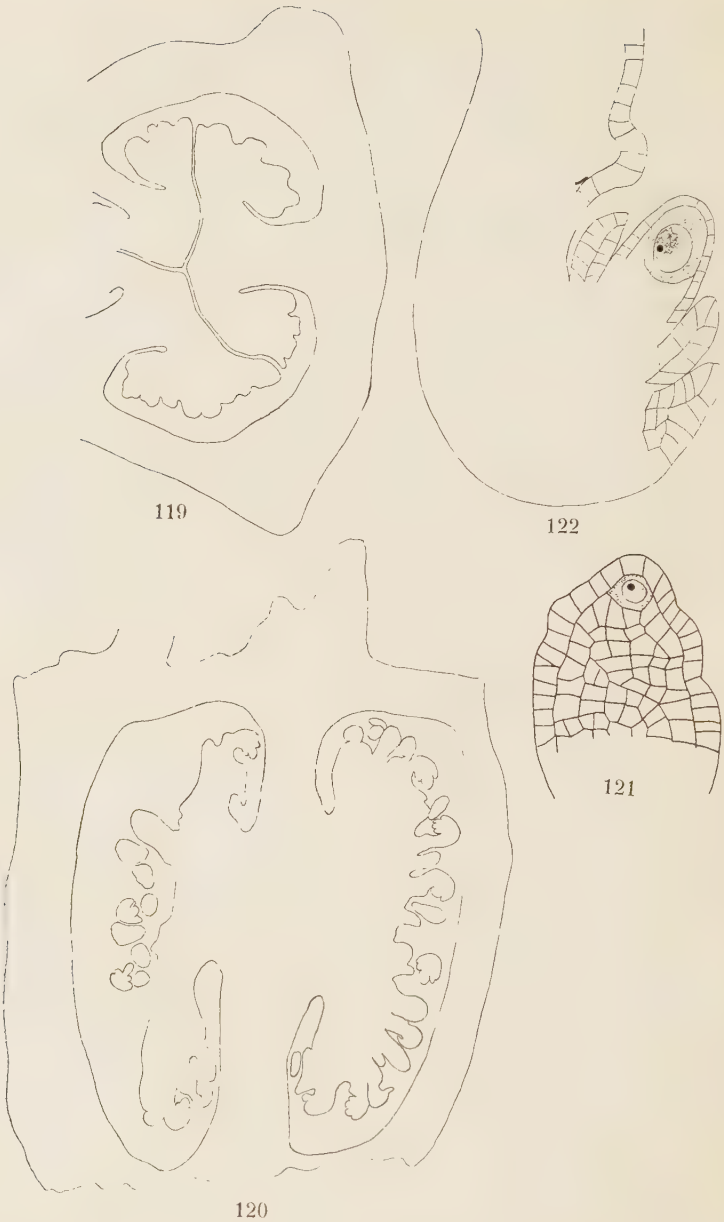


Fig. 119—122. *Vellozia elegans*. Fig. 119. Teil eines Querschnittes durch einen jungen Fruchtknoten. Vergr. 60: 1. Fig. 120. Längsschnitt durch einen Fruchtknoten. Vergr. 30: 1. Fig. 121. Junge Samenanlage, in welcher die subepidermale Archesporzelle hervortritt. Vergr. 330: 1. Fig. 122. Übersichtsbild einer Samenanlage. Kern der E. M. Z. in Synapsis. Vergr. 330: 1.

Deckzelle gebildet wird. Die Samenanlage ist tenuinuzellat. Der Nuzellus ist sehr klein wie bei den meisten Sympetalen. Perikline Teilungen der Epidermiszellen des Nuzellus kommen nicht vor. Die Samenanlage wächst rasch und biegt sich um, so dass sie anatrop wird. Wenn sich der Kern der Embryosackmutterzelle in Synapsis befindet, ist die Umbiegung fast vollständig (Fig. 122). An dem ziemlich langen Funiculus tritt ein Wulst hervor, der später noch kräftiger ausgebildet wird.

Die anatropen Samenanlagen sind sehr verschieden orientiert (Fig. 120).

Die für eine Reduktionsteilung im Kern der Embryosackmutterzelle charakteristischen Prophasestadien sind in meinem Material sehr gewöhnlich. Die Gemini und Chromosomen sind sehr klein. Ich konnte nicht mit Sicherheit bestimmen, ob die richtige haploide Chromosomenzahl 24 oder 26 ist. In Diakinesestadien des Kernes der Embryosackmutterzelle zählte ich gegen 24 Gemini; aus einer Kernplatte von der heterotypischen Teilung, vom Pol gesehen und mit allen Chromosomen in einem Schnitt, geht hervor, dass die haploide Chromosomenzahl 24 oder 26 ist (Fig. 123).

Fig. 124 zeigt ein Übersichtsbild der Samenanlage, wenn der Kern der Embryosackmutterzelle heterotypische Teilung durchmacht. Am Funiculus sieht man die oben erwähnte mächtige Ausbuchtung, welche wie bei *Bomarea Caldasii* wahrscheinlich später als Obturator dient. Die Integumente haben noch nicht ganz die Höhe der Nuzellusspitze erreicht. Das innere Integument ist zwei Zellschichten dick. Fig. 125 zeigt bei stärkerer Vergrösserung dieselbe heterotypische Spindel, die in Fig. 124 abgebildet ist, und Fig. 126 die aus der heterotypischen Teilung hervorgegangenen Zellen. In den Dyadenzellen findet bald homotypische Teilung statt (Fig. 127). Dabei nimmt die Spindel in der oberen Dyadenzelle eine mehr oder weniger schräge Stellung ein, kann aber auch bisweilen in derselben Weise orientiert sein wie die Spindel in der unteren Dyadenzelle, d. h. in der Längsrichtung der Samenanlage. Fig. 128 und 129 zeigen Tetraden. Die drei oberen Tetradenzellen sind in der Regel einkernig. Die chalazale wird immer grösser und konstituiert stets den Embryosack, während die drei oberen Megasporen degenerieren. Es verdient bemerkt zu werden, dass die drei oberen Megasporen oder eine bzw. zwei von ihnen ziemlich lange bestehen bleiben, ehe sie degenerieren. So zeigen z. B. in Fig. 130 die drei oberen Megasporen keinerlei Zeichen von Degeneration in dem Zeitpunkt, in dem

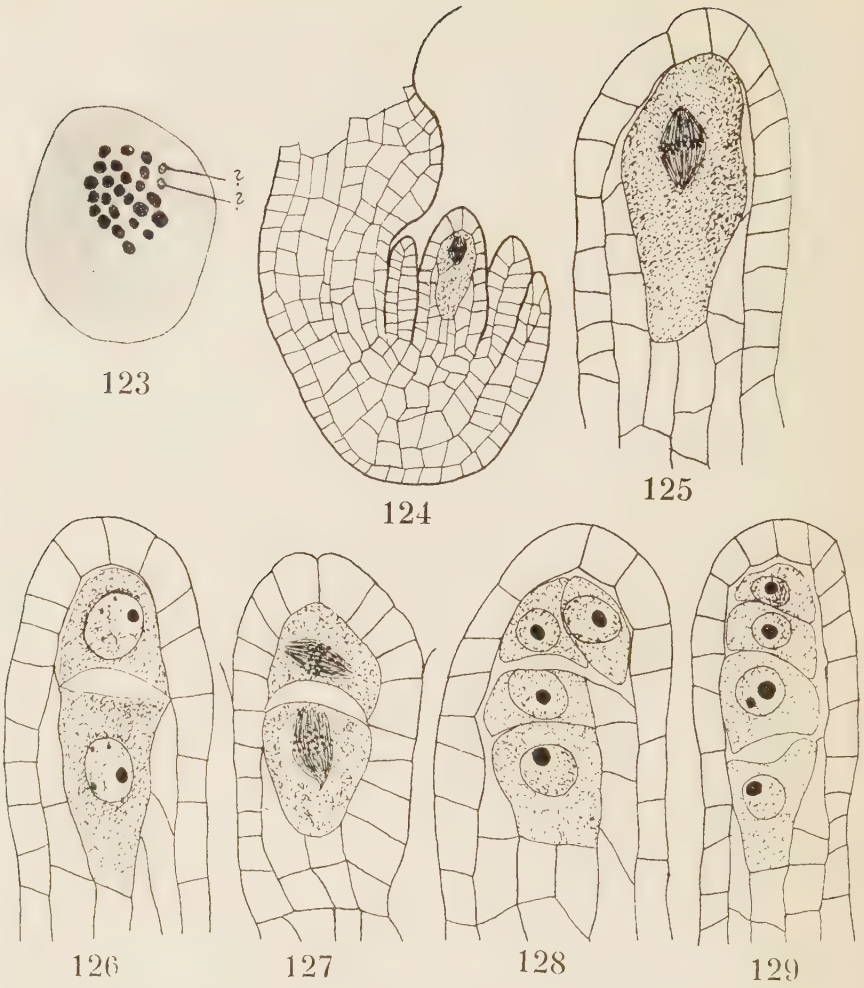


Fig. 123—129. *Vellozia elegans*. Fig. 123. E. M. Z. Die heterotypische Kernteilung (Metaphase) vom Pol gesehen. Vergr. 2025: 1. Fig. 124. Samenanlage. Heterotypische Kernspindel in der E. M. Z. Vergr. 285: 1. Fig. 125. Die heterotypische Teilung. Vergr. 890: 1. Fig. 126. Dyade. Vergr. 890: 1. Fig. 127. Die homotypische Teilung. Vergr. 890: 1. Fig. 128, 129. Tetraden. Vergr. 890: 1.

die erste Teilung im Embryosack stattfindet. In Fig. 131 ist die zweitunterste Megaspore degeneriert, während die beiden oberen noch erhalten sind. Von den beiden oberen, die nebeneinander liegen, kommt nur eine Megaspore auf dem abgebildeten Schnitt vor; die andere findet sich im nächsten Schnitt. In diesem Fall war der Embryosack im Zweikernstadium. In Fig. 132 sind allerdings die drei oberen Megasporen sämtlich in beginnender Degeneration begriffen,

aber der Embryosack ist zweikernig. Die vollständig degenerierten oberen Megasporen treten in Fig. 133 oberhalb des zweikernigen Embryosackes hervor.

Ich fand in nicht wenigen Fällen, dass mehr als eine der Megasporen zu keimen beginnen kann. So ist in Fig. 134 nicht nur die unterste, sondern auch die zweitunterste Megaspore zweikernig. Die zwei oberen waren in diesem Fall einkernig. Auch Fig. 135 zeigt die zwei unteren Megasporen zweikernig, die beiden oberen sind degeneriert. In Fig. 136 sind dagegen die unterste und zweitoberste Megaspore zweikernig, während die übrigen einkernig sind.

Wie bereits bemerkt, ist es immer die chalazale Megaspore, welche den Embryosack konstituiert. Bei der ersten Teilung im Embryosack, die ich sehr oft beobachtet habe, liegt die Spindel entweder in der Längsrichtung des Sackes oder schräg. In dem zweikernigen Embryosack haben die Vakuolen, die oft bereits in dem einkernigen Sack wahrnehmbar sind, an Grösse zugenommen, und wenn der Sack das Vierkernstadium erreicht hat (Fig. 137), sind sie ziemlich gross. Der Embryosack hat allmählich kräftig an Grösse zugenommen, was sich bei einem Vergleich der Figuren 130, 133 und 137 ergibt, die mit derselben Vergrösserung gezeichnet sind. Die oberhalb des Embryosackes liegenden, degenerierten Megasporen sind lange deutlich sichtbar. Man sieht sie immer oberhalb des vierkernigen Embryosackes (Fig. 137).

Recht interessant ist die Ausbildung, die das innere Integument bekommt. Wenn der Embryosack das Zwei- und Vierkernstadium erreicht hat, ist das innere Integument sehr stark in die Länge gewachsen und zur Mantelschicht (Integumenttapetum) ausgebildet (Fig. 138). Es ist zwei Zellschichten dick, ausgenommen die Spitze, die etwas dicker ist. Die palisadenförmigen Zellen sind mit stark färbbarem Plasma gefüllt, in dem der Kern scharf hervortritt. Auch das äussere Integument auf der dem Funiculus abgekehrten Seite der Samenanlage ist kräftig in die Länge gewachsen, so dass es die vorspringende Ausbuchtung des ziemlich langen Funiculus erreicht. Es ist zwei bis drei Zellschichten dick. Wie aus Fig. 138 hervorgeht, ist der Nuzellus bemerkenswert klein und wird fast ganz von dem Embryosack eingenommen; die Nuzellusepidermis persistiert noch.

Eine Mantelschicht ist, wie bekannt, bei den meisten Sympetalen und vielen Choripetalen ausdifferenziert. Es muss betont werden, dass es bei diesen die innere, an den Embryosack grenzende Epidermis des Integumentes ist, welche zum Integumenttapetum ausge-

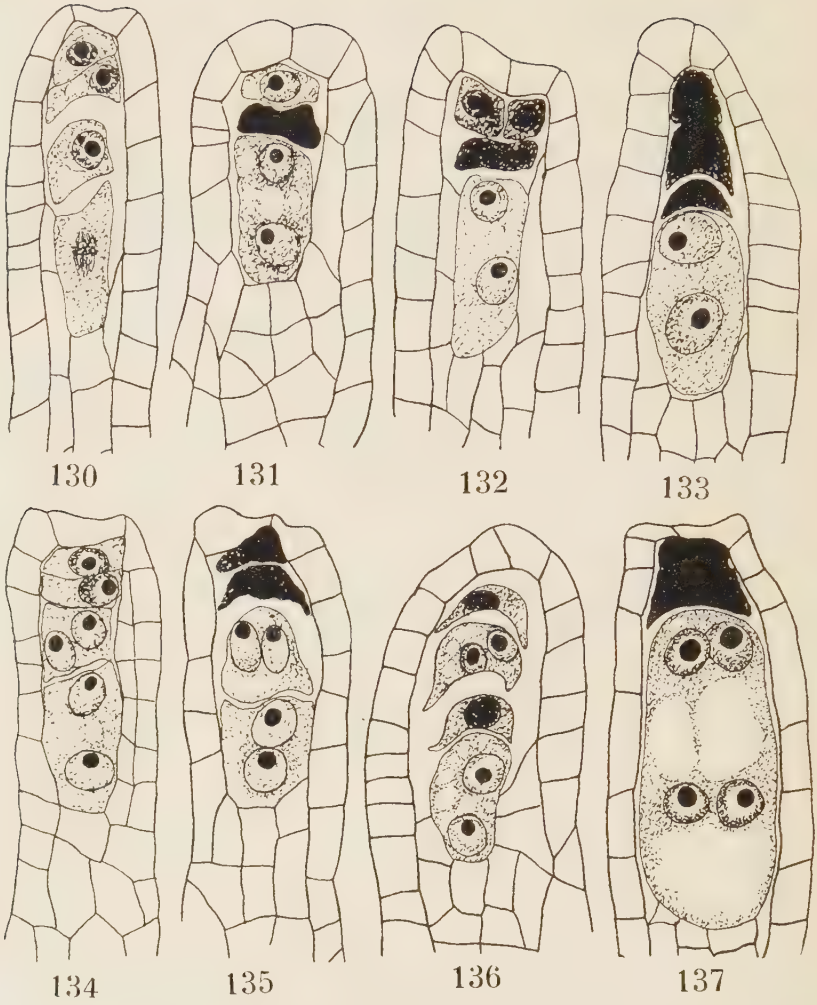


Fig. 130—137. *Vellozia elegans.* Fig. 130. Die erste Teilung im Embryosack. Vergr. 890: 1. Fig. 131, 132, 133. Zweikernige Embryosäcke. Vergr. 890: 1. Fig. 134. Die beiden unteren Megasporen zweikernig, die beiden oberen einkernig. Vergr. 890: 1. Fig. 135. Die beiden chalazal gelegenen Megasporen enthalten je zwei Kerne, die zwei oberen Megasporen degeneriert. Vergr. 890: 1. Fig. 136. Die unterste und zweitoberste Megaspore sind zweikernig, die beiden anderen einkernig. Vergr. 890: 1. Fig. 137. Vierkerniger Embryosack. Vergr. 890: 1.

bildet wird. Bei *Vellozia elegans* (und *Bomarea Caldasii*) bilden die beiden Schichten des inneren Integumentes die Mantelschicht. Es scheint, als ob bei *Pistia Stratiotes* (Hofmeister 1861 Taf. VII Fig. 22) und vielleicht auch *Gagea sylvestris* (Hofmeister 1849 Taf. IX Fig. 20) das innere Integument in einer Weise ausgebildet ist, die

an die Mantelschicht von *Vellozia* erinnert. Michell (1916) hat offenbar bei *Richardia africana* ein Integumenttapetum beobachtet, das von der inneren Epidermis des inneren Integumentes ausgebildet ist.

Leider fehlen in meinem Material Stadien zwischen dem vierkernigen und dem befruchtungsreifen Embryosack, so dass ich keine Angaben über die Beschaffenheit eventueller Antipoden machen kann. Diese fehlen nämlich in dem fertigen Embryosack oder bestehen möglicherweise in den kleinen, schwarzen, degenerierten Gebilden, die man bisweilen im unteren Teil des Sackes antrifft, aber nur schwer von degenerierten Chalazazellen unterscheiden kann. Fig. 139 zeigt ein Übersichtsbild einer Samenanlage mit einem fertigen Embryosack. Dieser hat ungeheuer an Grösse zugenommen und schliesst sich unmittelbar an das innere Integument an. Vom Nuzellus ist nur eine kleine, chalazale Partie übrig. Oberhalb des Eiapparates findet man einige schwarze, degenerierte Gebilde, die noch wahrnehmbare Reste der drei oberen Megasporen sein dürften. Das Tapetum ist von derselben Beschaffenheit, wie sie soeben bei der Beschreibung von Fig. 138 geschildert wurde, nur dass die Zellen nun nicht mehr schmal sind, sondern eine fast isodiametrische Form angenommen haben. Der Eiapparat ist von gewöhnlicher Beschaffenheit. Die Synergiden haben keinen Fadenapparat. In der Mitte oder der unteren Hälfte des Embryosackes liegen die beiden Polkerne. Sie liegen dicht aneinander und sind von einer kleinen Menge Plasma umgeben. Im übrigen ist der fertige Embryosack sehr plasmaarm.

Fig. 138—140. *Vellozia elegans*. Fig. 138. Übersichtsbild einer Samenanlage, wenn der Embryosack zweikernig ist. Das innere Integument ist zu einer Mantelschicht ausgebildet. Vergr. 190: 1. Fig. 139. Übersichtsbild einer Samenanlage, wenn der Embryosack befruchtungsreif ist. Vergr. 120: 1. Fig. 140. Pollentetrade. Vergr. 760: 1.

Die Staubblätter.

Ein ungewöhnlicher Umstand ist, dass die Wand des Staubbeutels aus mehr als vier Zellschichten, mindestens sechs, besteht; aber schon, wenn sich der Kern der Pollenmutterzellen in Präsynapsis befindet, beginnt die Degeneration der zwischen dem Endothecium und Tapetum gelegenen Zellschichten. Bei der Ordnung *Liliiflorae* (in Wettsteins Sinne) ist durch die Untersuchung von Paula Heimann-Winawer (1919) bekannt, dass die Pollensackwand bei *Colchicum autumnale* stärker entwickelt ist, als es in den Antheren der meisten Angiospermen gewöhnlich ist. Sie ist hier anfänglich ungefähr acht bis neun Zellschichten dick.

Wenn sich der Kern der Pollenmutterzellen in Prophasestadien befindet, sind die Tapetenzellen als kleine, einkernige Zellen ausgebildet. Wenn die dicht liegenden Pollenkörner einkernig sind, ist das Tapetum noch vorhanden und ebenso ausgebildet, aber in etwas älteren Stadien, wenn die Pollenkörner einen vegetativen und einen generativen Kern enthalten, beginnt das Tapetum schnell zu degenerieren. Ein sogenanntes Periplasmodium wird nicht gebildet.

Vellozia elegans ist protandrisch. Wenn die Reduktionsteilung in den Samenanlagen stattfindet, sind die Pollenkörner einkernig.

In meinem Material fehlen allerdings Spindeln von der Tetradenteilung, aber die Tetradenzellen nehmen eine Lage ein, welche vermuten lässt, dass die Pollenbildung bei *Vellozia elegans* dem sukzessiven Typ folgt (Fig. 140). Wie ich näher im allgemeinen Teil darlegen werde, halten andere Autoren es für wahrscheinlich, dass die Pollenbildung bei *Vellozia elegans* simultan ist.

ALLGEMEINER TEIL.

Nach der speziellen Besprechung, die im vorhergehenden der Embryologie und Zytologie der *Amaryllideen* und *Velloziaceen* gewidmet wurde, wollen wir in dem folgenden allgemeinen Teil nur einige embryologische Verhältnisse, nämlich hauptsächlich die, welche die Embryosackentwicklung und die Endospermbildung, die Pollenbildungsart und die Periplasmodiumbildung betreffen, zusammenhängender und zusammenfassender behandeln.

Die Entwicklung der Samenanlagen.

Der Fruchtknoten ist bei fast allen *Amaryllideen* dreifächerig. Auch die *Velloziaceen* zeichnen sich durch dreifächerige Fruchtknoten aus. Bei *Curculigo* und *Hypoxis* sind sie unvollständig dreifächerig. In Ausnahmefällen fand ich bei *Nerine undulata* zweifächerige Fruchtknoten. Bei *Crinum latifolium* sind sie immer zweifächerig. Die Gattung *Leontochir* hat einfächerige Fruchtknoten (Pax in Engler-Prantl 1888 S. 119). Durch Resorption der Wände wird der Fruchtknoten bei *Phlebocarya* einfächerig (l. c. S. 122). Bei der *Eucharis*-Gruppe abortieren bisweilen 1—2 der Fruchtknotenfächer (l. c. S. 110).

Jedes Fruchtknotenfach enthält im allgemeinen eine mehr oder weniger grosse Anzahl Samenanlagen, die gewöhnlich in den zwei- oder dreifächerigen Fruchtknoten in zwei Längsreihen in jedem Fach sitzen. Eine Reduktion der Anzahl der Samenanlagen ist jedoch bei verschiedenen *Amaryllideen* eingetreten. Bei der *Eucharis*-Gruppe (ausgenommen jedoch *Eucharis amazonica*), einigen Vertretern (*Vagaria*, *Lycoris*) der *Pancratium*-Gruppe (l. c. S. 110, 112) sowie bei den von mir untersuchten *Nerine*-Arten finden sich wenige Samenanlagen in jedem Fach. Konstant zwei Samenanlagen in jedem Fach kennzeichnen *Crinum latifolium* und *Lanaria* (l. c. S. 122), während

die *Haemanthus*-, *Buphane*- und *Griffinia*-Arten 1—2 Samenanlagen in jedem Fach haben (l. c. S. 103). Am weitesten ist die Reduktion bei *Haemanthus Katharinae* und *Phlebocarya* gegangen, bei denen die Fächer ausnahmslos einsamig sind (l. c. S. 122). Bei den *Velloziaceen* sind die Samenanlagen sehr zahlreich und sitzen regellos angeordnet in jedem der drei Fruchtknotenfächer.

Die bei den *Amaryllideen* zentralwinkelständigen, nur bei *Leontochir* parietalen Plazenten (l. c. S. 97) sind im Gegensatz zu denen der *Velloziaceen* nicht oder wenig vorspringend. Bei *Crinum longifolium* sind sie jedoch ziemlich kräftig ausgebildet.

Die Samenanlagen sind anatrop. Soweit bisher bekannt ist, dürften jedoch die Samenanlagen bei wenigstens einigen Vertretern der *Crinum*-Gruppe eine Ausnahme hiervon bilden. Für *Cyrtanthus sanguineus* gibt Margaret Farrel (1914) an, dass die Samenanlagen kampylotrop sind, und bei *Crinum* dürfte die Form der integumentlosen Samenanlagen der kampylotropen am nächsten kommen, wenigstens gilt dies für *Crinum capense* (vgl. Hofmeister 1861 Pl. XIV Fig. 3). Die kampylotrope Samenanlagenform ist, wie bekannt, bei den Monokotyledonen nicht gewöhnlich, kennzeichnet aber doch z. B. *Gramineae* und *Scitamineae* (Coulter u. Chamberlain 1915 S. 57). Aus der Arbeit und den Figuren von Hofmeister (1861 S. 659 Pl. XIX Fig. 8, 9, 11) geht hervor, dass auch *Allium* kampylotrope Samenanlagen hat.

Die Samenanlagen besitzen dieselbe Orientierung wie z. B. bei den *Liliaceen*. Sie sind apotrop mit mehr oder weniger abwärtsgerichteter Mikropyle. Bei *Vellozia elegans* sind jedoch die zahlreichen Samenanlagen sehr verschieden orientiert.

In der Regel sind die Samenanlagen mit zwei Integumenten versehen, aber bei *Nerine undulata* und wahrscheinlich auch bei *N. filifolia* sind sie unitegmisch, was nach Hofmeister (1861) auch bei *Amaryllis*-Arten, z. B. *A. Belladonna* und *Brunswigia minor* der Fall ist. Überaus bemerkenswert ist, dass die *Crinum*-Arten kein Integument haben. Die Anzahl der Integumente variiert also bei den *Amaryllidaceen* in auffälliger Weise.

Es ist ungewöhnlich, dass man monokotyle Pflanzen trifft, deren Samenanlagen nur ein einziges Integument haben. Ausser für die obengenannten *Amaryllideen* hat man unitegmische Samenanlagen für folgende Monokotyledonen angegeben: *Aponogeton distachyus* (Planchon 1844, Sergueeff 1907), *Sciaphila caudata* (Poulsen 1886), *S. nana* (Engler 1909), *Triuris major* (Poulsen 1890 S. 303) und *Pa-*

phiopedilum insigne (Afzelius 1916 S. 187). Bei den embryologischen Angaben, die Johow (1889) über *Sciaphila Schwackeana* macht, ist er offenbar der Ansicht, dass nur ein Integument bei der Gattung *Sciaphila* zur Ausbildung kommt, und stützt sich auf Poulsens (1886) Angabe, dass *Sciaphila caudata* nur ein Integument habe. Es ist jedoch höchst unsicher, ob die Samenanlagen der genannten *Triuridaceen* wirklich unitegmisch sind. Für *Sciaphila nana* gibt nämlich Poulsen (1906 S. 13) zwei Integumente an und betont (l. c. S. 14), dass es wünschenswert sei, die Integumentverhältnisse bei *Triuris major* einer erneuten Prüfung zu unterziehen. Die von Wirz (1910) untersuchte *Sciaphila*-Art, die *S. Andajensis* Becc. am nächsten steht, hat bitegmische Samenanlagen. Über das Integument bei *Aponogeton distachyus* äussert Serguéeff (1907) die Ansicht, dass es vielleicht das Ergebnis der Verwachsung zweier Integumente ist. *Aponogeton ulvaceus*, *A. violaceus*, *A. Guillotii* und *A. quadrangularis* haben Samenanlagen, die mit zwei Integumenten versehen sind (Afzelius 1920).

Dass die Samenanlagen bei *Crinum* keine Integumente haben, ist bei den Monokotyledonen fast einzigdastehend. Ich kenne bei ihnen nur noch eine Gattung — *Melocanna*, eine *Bambusee* — bei der, wie Stapf (1904 S. 409) angibt, die Samenanlage kein Integument hat.

Tenuinuzellate Samenanlagen zeichnen folgende aus: *Cooperia Drummondii* (Margaret Church 1916), *Crinum latifolium*, *Eucharis amazonica*, *Narcissus*, *Fourcroya cubensis* (Ernst 1918), *Bomarea Caldasii*, *Alstroemeria pulchella*, *Curculigo recurvata*, *Hypoxis decumbens* sowie *Vellozia elegans*. Crassinuzellat sind die Samenanlagen bei *Haemanthus Katharinae*, *Clivia nobilis*, *Galanthus nivalis* und *Ixiolirion montanum*. Die Anzahl der Deckzellen ist nie gross bei den *Amaryllideen*, deren Samenanlagen ich crassinuzellat fand.

Es ist, wie bekannt, ungewöhnlich, dass bei den Monokotyledonen in der Samenanlage mehr als eine Archespor- oder Embryosackmutterzelle angetroffen wird. Bei *Butomus umbellatus* findet sich indes nach Holmgren (1913) sehr oft ein »mehrzelliges Archespor». Er macht auf dessen gewöhnliches Vorkommen bei vielen *Ranunculaceen* aufmerksam und weist auf die Verwandtschaftsverhältnisse zwischen *Polycarpicae* und *Helobiae* hin. Nitzschke (1914) fand oft ein »mehrzelliges Archespor» auch bei einem anderen Vertreter der Familie *Butomaceae*, *Limnocharis emarginata*. Dieser Forscher, der auch ein »vielzelliges Archespor» bei den apokarpen *Nymphaeaceen Cabomba caroliniana*, *C. aquatica* und *Brasenia purpurea* fand, sagt (l. c. S. 260): »Wenn Holmgren (1913) glaubt, wegen der doppelten Archespore

bei *Butomus* und den *Ranunculaceen* die Monokotylen an diese anschliessen zu müssen, so könnte man mit demselben Rechte die *Nymphaeaceen* dazu ausersehen.» Dass gelegentlich mehr als eine Embryosackmutterzelle oder ein Embryosack in derselben Samenanlage vorkommt, ist bei einer grossen Anzahl Monokotyledonen bekannt, und ich beschränke mich darauf, auf die Beispiele hinzuweisen, die Håkansson (1921 S. 216) hierfür gibt.

So gut wie alle untersuchten *Amaryllideen* sowie *Vellozia elegans* haben in der Regel eine einzige Archesporzelle in der Samenanlage, die in eine Embryosackmutterzelle übergeht. Die einzige Ausnahme bilden möglicherweise einige *Crinum*-Arten. Schon Goebel (1889) machte darauf aufmerksam, dass er bei *Crinum asiaticum* bisweilen zwei Embryosäcke in der Samenanlage fand, und dasselbe habe ich mitunter auch bei *C. longifolium* beobachtet. In der Samenanlage von *C. latifolium* habe ich dagegen immer nur eine Embryosackmutterzelle gesehen.

Es gelang mir, folgende Chromosomenbestimmungen zu machen. Die Ziffern geben in sämtlichen Fällen die haploide Chromosomenzahl an.

	Chromosomenzahl:	Die Zählung wurde vorgenommen in:
Haemanthus Katharinae	12 (wahrscheinlich)	E. M. Z. und P. M. Z.
Galanthus nivalis	12	E. M. Z.
Crinum latifolium	12 (wahrscheinlich)	E. M. Z. und P. M. Z.
Bomarea Caldasii	9	E. M. Z. und P. M. Z.
Hypoxis decumbens	22	P. M. Z.
» *villosa*	22 (approximativ)	Erster Teilung im Pollenkorn
Vellozia elegans	24 oder 26	E. M. Z.

Sehr approximativ sind die Chromosomenzahlen, die für *Eucharis amazonica* (ungefähr 45 haploide Chromosomen) und *Curculigo recurvata* (ungefähr 10 haploide Chromosomen) angeführt worden sind.

Die Embryosackentwicklung folgt bei den meisten dem Normaltyp. Gewöhnlich werden vier Tetradenzellen gebildet, von denen die unterste den Embryosack konstituiert. Bei *Galanthus nivalis* werden jedoch niemals mehr als drei Tetradenzellen gebildet. Bei *Eucharis amazonica* teilt sich im Gegensatz zu *Galanthus nivalis* der Kern in der oberen Dyadenzelle der Samenanlage, aber ob Zellbildung als Resultat der Kernteilung eintritt, geht aus meinen Präparaten nicht hervor. Auf alle Fälle teilt sich die untere Dyadenzelle bei *Eucharis amazonica* in zwei, so dass in jedem Falle drei Tetradenzellen gebil-

det werden, von denen sich die untere zum Embryosack weiterentwickelt. Nur bei *Vellozia elegans* fand ich, dass jede beliebige Megaspore zu keimen beginnen kann. Viele Beispiele hierfür geben u. a. Palm (1915) und Afzelius (1918 und 1922 S. 373). Wenn als Ergebnis der Tetradenteilung in der Samenanlage vier Tetradenzellen gebildet werden, fand ich dieselben bei *Ixiolirion montanum, Bomarea Caldasii, Hypoxis decumbens* und *Vellozia elegans* entweder in T-Form, um Nitzschkes (1914 S. 231) Ausdruck anzuwenden, oder in einer Reihe angeordnet liegend; die erstere Lage der Tetradenzellen ist jedoch am gewöhnlichsten. Bei *Haemanthus Katharinae* und *Curculigo recurvata* beobachtete ich nur T-Tetraden, und bei *Narcissus sp.* (wahrscheinlich *N. Pseudo-Narcissus*) lagen die vier Megasporen in einer Reihe, doch würde sich bei Untersuchung eines hinreichend grossen Materials sicherlich zeigen, dass sie auch bei ihnen in verschiedener Weise orientiert liegen können.

Die Embryosackentwicklung bei *Crinum latifolium* und *C. longifolium* folgt sehr wahrscheinlich dem sog. *Scilla*-Typ. Eine solche Embryosackentwicklung wird auch für *Narcissus Tazetta* angegeben (Treub u. Mellink 1880). Bei *Narcissus micranthus* kann wenigstens die Embryosackentwicklung dem *Scilla*-Schema folgen (Guignard 1882).

Eine Entwicklung nach dem *Lilium*-Typ wird für *Cooperia Drummondii* (Margaret Church 1916) und *Cyrtanthus sanguineus* (Margaret Farrel 1914) angegeben, während sich die apogame *Atamosco texana*, was die Entwicklung des Embryosackes betrifft, dem sog. *Antennaria*-Schema (Lula Pace 1913, Holmgren 1919) anschliesst. Wie oben bemerkt, bedarf Margaret Farrel's (1914) Angabe über den *Lilium*-Typ bei *Cyrtanthus sanguineus* einer erneuten Untersuchung. Margaret Church (1916), welche angibt, dass die Entwicklung des Embryosackes bei *Cooperia Drummondii* dem *Lilium*-Schema folgt, ist der Ansicht, dass dieser Embryosack-Typ der bei *Liliaceae* vorherrschende ist. Es dürfte übrigens eine ziemlich gewöhnliche Auffassung sein, dass der *Lilium*-Typ im grossen und ganzen für die meisten *Liliiflorae*-Familien charakteristisch ist. Dass dies nicht zutrifft, geht aus der folgenden Darstellung hervor (Terminologie der Embryosacktypen nach Palm 1915 und Holmgren 1919).

Liliaceae.

In der Regel vier Tetradenzellen (bei *Anthericum ramosum* nur drei) und eine Embryosackentwicklung, die bei den meisten nachgewiesenermassen und bei den anderen sehr wahrscheinlich dem Normaltyp folgt, kennzeichnen folgende *Liliaceen: Tofieldia calyculata*

(Seelieb 1924), *Veratrum album* (Verf.), *Gloriosa virescens, G. superba, G. Rothschildiana* (Afzelius 1918), wahrscheinlich *Uvularia grandiflora* (Vesque 1879, Verf.), *Tricyrtis hirta* (Guignard 1882, Ikeda 1902), *Colchicum autumnale* (Furlani 1904, Paula Heimann-Winawer 1919), *Anthericum ramosum* (Strasburger 1879), *Arthropodium cirrhatum* (Verf.), *Hosta* (*Funckia*) *Sieboldiana* (Verf.), *Hemerocallis fulva* (Strasburger 1879), *Galtonia candicans* in der Regel (Schniewind-Thies 1901), *Yucca filamentosa* (Koernicke 1901, Reed 1903, Verf.), *Cordyline stricta* (Verf.), *Dracaena Hookeriana* (Verf.), *Polygonatum commutatum* (Mc Allister 1914), *Convallaria majalis* in der Regel (Schniewind-Thies 1901), *Trillium recurvatum* (Chamberlain 1898, vgl. doch Margaret Heatley 1916 S. 427, 428) und *Sanseviera cylindrica* (Verf.).

Bei folgenden *Liliaceen* wird angegeben, dass die Embryosackmutterzelle drei Tetradenzellen hervorbringt, aber der Embryosacktyp dürfte sich noch für keine von ihnen mit Bestimmtheit angeben lassen: *Chlorophytum orchidearum* (Jönsson 1879—80), *Allium* (Vesque 1878), *A. nutans* (Verf.), *Nothoscordon striatum* (Verf.), *Scilla* (Vesque 1879), *Yucca gloriosa* (Vesque 1879, Guignard 1882), *Majanthemum bifolium* (Jönsson 1879—80) und *Convallaria Polygonatum* (Jönsson 1879—80).

Bei folgenden geschieht die Embryosackentwicklung nach dem *Scilla*-Schema: *Allium fistulosum* (Strasburger 1879), *Galtonia candicans* ausnahmsweise (Schniewind-Thies 1901), *Scilla hyacinthoides var. coerulea, S. campanulata* (Mc Kenney 1898), *S. sibirica* (Schniewind-Thies 1901), *Ornithogalum pyrenaicum* (Guignard 1882), *Yucca gloriosa*, vielleicht manchmal (Guignard 1882), *Convallaria majalis* bisweilen (Schniewind-Thies), *Paris quadrifolia, Trillium grandiflorum* (Ernst 1902), *T. cernuum* (Margaret Heatley 1916). Bei *Smilacine racemosa, S. amplexicaulis* und *Streptopus roseus* folgt der Embryosack in seiner Entwicklung einer Modifikation des *Scilla*-Typs (Mc Allister 1913, 1914).

Die Embryosackentwicklung erfolgt nach dem *Lilium*-Schema bei *Lilium, Fritillaria, Tulipa* und *Erythronium* (Coulter u. Chamberlain 1915), Schaffner 1901, Ernst 1901 u. a.). Bei *Smilacine stellata, S. sessifolia, Majanthemum canadense* und *Medeola virginica* folgt der Embryosack in seiner Entwicklung einer Modifikation des *Lilium*-Typs (Mc Allister 1909, 1914).

Die Embryosackentwicklung bei *Clintonia borealis* verläuft nach einem modifizierten *Codiaeum*-Typ (Smith 1911, Mc Allister 1914).

Wir finden also, dass in der Samenanlage der meisten bisher untersuchten *Liliaceen* drei oder vier Tetradenzellen gebildet werden. Ebenso

dürfte es schwerlich zweifelhaft sein, dass die Embryosackentwicklung bei der überwiegenden Mehrzahl der bisher untersuchten *Liliaceen* nach dem Normaltyp stattfindet. In einer kleineren Anzahl Gattungen und Arten entwickelt sich der Embryosack nach dem *Scilla*- oder *Lilium*-Schema oder Modifikationen von diesen, während eine Embryosackentwicklung nach einem modifizierten *Codiaeum*-Typ nur für eine einzige Art der Familie angegeben wird.

Die Embryosackentwicklung bei Vertretern der übrigen Familien innerhalb *Liliiflorae* und *Enantioblastae* (in Wettsteins 1911 Umfang) ist in folgender Zusammenstellung angegeben.

Normal-Typ:

Liliiflorae.

Pontederiaceae. Eichhornia crassipes und wahrscheinlich auch *Pontederia cordata* und *Heteranthera* (Smith 1898, Coker 1907).

Juncaceae. Juncus-Arten, *Distichia* und *Luzula* (Fischer 1880, Brenner 1922).

Bromeliaceae. Tillandsia usneoides (Billings 1904) und wahrscheinlich auch *Bilbergia Cappei* (Guignard 1882 S. 154, 181).

Dioscoreaceae. Dioscorea sinuata (Suessenguth 1921 S. 14).

Taccaceae. Schizocapsa plantaginea, Tacca cristata (Håkansson 1921, Suessenguth 1921 S. 14).

Burmanniaceae. Gymnosiphon trinitatis, wahrscheinlich (Johow 1885 S. 439), *Burmannia Championii* oft (Ernst u. Bernard 1912 a, S. 167, 168), *Thismia americana* (Pfeiffer 1918 S. 361).

Iridaceae. wahrscheinlich bei folgenden: *Iris stylosa* (Guignard 1882 S. 153, 181), *Tritonia aurea, Sisyrinchium iridifolium* (Strasburger 1879 S. 17), *Iris germanica, I. pumila, I. sambucina, I. pseudacorus* (Koernicke 1901 S. 27).

Enantioblastae.

Commelinaceae. Tradescantia virginica (Strasburger 1879 S. 23, Jönsson 1879—80 S. 62), wahrscheinlich *T. elatior* (Jönsson 1879—80 S. 62), *T. albiflora* (Verf.).

Xyridaceae. Xyris indica (Weinzieher 1914).

Eriocaulaceae. Eriocaulon septangulare (Smith 1910).

Centrolepidaceae. Centrolepis tenuior wahrscheinlich (Jönsson 1879—80 S. 65).

Scilla-Typ:

Liliiflorae.

Burmanniaceae. Burmannia candida, Burmannia Championii oft (Ernst u. Bernard 1912 a S. 167, 168).

Enantioblastae.

Commelinaceae. Commelina stricta (Guignard 1882 S. 148).

Lilium-Typ:

Liliiflorae.

Cyanastraceae. Cyanastrum Johnstoni (FRIES 1919).

Antennaria-Schema (gewöhnlich):

Liliiflorae.

Burmanniaceae. Burmannia coelestis (ERNST 1909, ERNST u. BERNARD 1912 b).

Alchemilla-Schema:

Liliiflorae.

Burmanniaceae. Thismia javanica (ERNST u. BERNARD 1909 S. 54, 1912 a S. 167). Über die von MEYER (1909) untersuchte »*Thismia clandestina*» siehe ERNST u. BERNARD 1911 S. 70.

Nach diesem Überblick über die Embryosackentwicklung in den übrigen *Liliiflorae*- und *Enantioblastae*-Familien kehre ich zu *Amaryllidaceae* und *Velloziaceae* zurück, um die weitere Entwicklung des Embryosackes zu schildern.

Die zwei-, vier- und achtkernigen Embryosackstadien bieten wenig Interessantes. In dem befruchtungsreifen Embryosack ist die Eizelle von gewöhnlicher Beschaffenheit. Die Synergiden sind in der Regel birnenförmig. Bei einer Anzahl liegt der Kern in dem unteren Teil der Synergide, die keine Vakuole hat. Bei anderen sind die Synergiden mit einer Vakuole im unteren Teil versehen, und im Plasma oberhalb der Vakuole liegt der Kern. Es ist darauf hinzuweisen, dass sich Synergiden von dem erstgenannten Aussehen stets mit einem Fadenapparat ausgestattet zeigten, der dagegen in Synergiden der letztgenannten Art fehlt.

Schon 1849, 1858 und 1861 machte HOFMEISTER einige Angaben über die Antipoden der *Amaryllideen*. Er bemerkt, dass es bei *Narcissus Jonquilla, N. poeticus* und *Leucojum vernum* drei sind. Bei *Crinum variabile* und *C. capense* fand er, dass der Embryosack gewöhnlich drei, bisweilen aber nur zwei Antipoden enthält. Für *Hippeastrum aulicum* gibt er einen Antipoden an, in dem EMMA JACOBSSON-STIASNY (1914) eine basale Endospermzelle vermutet. Bei *Hymenocallis caribaea* fand HOFMEISTER keine »Gegenfüsslerzellen».

Die drei einkernigen Antipoden sind bei der Mehrzahl der untersuchten *Amaryllideen* gross. Ihr Kern ist hypertrophiert. Am allergrössten sind die Antipoden bei den untersuchten *Nerine*-Arten, bei denen sie mitunter die grössten sein dürften, die überhaupt in den Embryosäcken mono- oder dikotyler Pflanzen bekannt sind. *Hypoxis decumbens* und *H. villosa* haben drei kleine, einkernige Antipoden-

zellen, die in einer Antipodentasche liegen und degeneriert sind, ehe der Embryosack befruchtungsreif ist, aber die degenerierten Antipoden sind auch deutlich in Embryosäcken wahrnehmbar, welche ziemlich weit vorgeschrittene Endospermstadien enthalten.

Die beiden Polkerne haben sich in dem befruchtungsreifen Embryosack bei den meisten untersuchten *Amaryllideen* zu einem Zentralkern vereinigt, der im unteren Teil des Sackes liegt. Bei *Hypoxis decumbens*, *H. villosa* und *Vellozia elegans* vereinigen sich die Polkerne erst bei der Befruchtung.

Das Endosperm. Die Endospermbildung ist nuklear bei folgenden *Amaryllideen: Leucojum aestivum, L. vernum* (Hofmeister 1858, Verf.), *Cooperia Drummondii* (Margaret Church 1916), *Narcissus poeticus var. angustifolius*, *Fourcroya cubensis* (Ernst 1918) und *Bomarea Caldasii*.

Das Endosperm von *Hypoxis decumbens* und *Ixiolirion montanum* ist ein sog. helobiales. Bei *Hypoxis* liegt die basale Zelle gerade oberhalb der Antipoden, bei *Ixiolirion* neben ihnen. Es kann in Zusammenhang mit der schrägen Lage der basalen Endospermzelle bei *Ixiolirion* von Interesse sein, auf die früheste Phase der Endospermbildung bei *Echium* zu verweisen (H. Svensson 1923). Bei diesem wird nach der Teilung des Zentralkerns sogleich eine Längswand ausdifferenziert, die den Embryosack in zwei verschieden grosse Zellen teilt. Verglichen mit *Hypoxis* und *Echium* nimmt die kleinere Endospermzelle bei *Ixiolirion* eine intermediäre Lage ein. Die weitere Entwicklung der beiden Zellen, die durch die Teilung des Zentralkerns entstanden sind, ist bei *Hypoxis* und *Ixiolirion* gleichartig. In der grösseren, oberen Kammer wird zuerst eine grosse Anzahl freier Kerne gebildet, worauf Zellbildung eintritt. In der basalen Zelle entwickeln sich ziemlich viele Kerne (bei *Ixiolirion montanum* mindestens 24 und bei *Hypoxis decumbens* mindestens 32), aber Zellbildung tritt hier niemals ein. Die basale Endospermzelle ist bei beiden lange deutlich sichtbar, sogar in fast reifen Samen, obgleich sie allmählich mehr und mehr zusammengedrückt wird, was bei *Ixiolirion montanum* zur Folge hat, dass ihre schräge Lage in älteren Stadien nicht so deutlich hervortritt.

Für *Atamosco texana* hat Lula Pace (1913) angegeben, dass bei der Teilung des primären Endospermkerns eine Wand gebildet wird, aber später verschwindet. Wenn dies der Fall ist, würde *Atamosco* einen interessanten Übergangstyp zwischen *Amaryllideen* mit nuklearem und helobialem Endosperm darstellen.

Es wurde bereits bemerkt, dass Emma Jacobsson-Stiasny (1914) es nicht für unwahrscheinlich hält, dass *Hippeastrum aulicum* basales Endosperm haben kann.

In jedem Fall wissen wir jetzt, dass bei *Amaryllidaceae* zwei Endospermtypen, der nukleare und der helobiale, vorkommen. Die phylogenetische Bedeutung der Endospermbildung ist von vielen Forschern, z. B. Samuelsson (1913), Emma Jacobsson-Stiasny (1914), Palm (1915) und Dahlgren (1920, 1923) energisch betont worden. Die eben erwähnten Arbeiten von Emma Jacobsson-Stiasny und Palm enthalten ziemlich viele, auf das Endosperm gegründete phylogenetische Spekulationen über u. a. die zu *Liliiflorae* und *Enantioblastae* gehörenden Familien. Die erstere schreibt (l. c. S. 98): »Auf Grund der bisherigen Befunde über die Endospermverhältnisse der *Liliiflorae* lassen sich innerhalb derselben zwei Gruppen bilden, deren erstere die eine gekammerte Makrospore aufweisenden *Burmanniaceae*, *Bromeliaceae* und *Pontederiaceae*, die andere die *Juncaceae*, *Liliaceae*, *Irideae* und vielleicht auch *Amaryllideae* mit nuclearer Endospermbildung umfasst. Was die hier behandelten Merkmale betrifft, liesse sich innerhalb der erstgenannten Gruppe eine phylogenetische Zusammengehörigkeit vermuten, die aber selbstverständlich auf Grund von Einzelmerkmalen nur angedeutet werden kann. Die *Juncaceae*, respektive *Amaryllideae* scheinen, was das hier behandelte Merkmal betrifft, vielleicht eine Zwischenstellung zwischen den *Burmanniaceae*, *Bromeliaceae* und *Pontederiaceae* einerseits und den *Iridaceae* und *Liliaceae* andrerseits einzunehmen. Die *Glumiflorae*, *Eriocaulaceae* und *Commelinaceae* dürften sich bezüglich der Endospermverhältnisse diesen *Liliaceae* anschliessen.» Palm (1915 S. 39) glaubt, dass die *Juncaceen* sich *Enantioblastae* nähern, und hebt hervor, dass Weinziehers (1914) Untersuchung *Xyris* zweifellos in die Nähe der *Burmanniaceen* und *Bromeliaceen* gestellt hat, sowie, dass viel dafür spricht, dass auch die *Eriocaulaceen* Anknüpfungen nach derselben Richtung hin aufweisen.

Durch unsere jetzige Kenntnis der Endospermverhältnisse bei *Liliiflorae* und *Enantioblastae* müssen jedoch die Ansichten von Emma Jacobsson-Stiasny und Palm in vieler Beziehung modifiziert und geändert werden. Wenn ich im folgenden einige kurze Andeutungen über das Endosperm bei *Liliiflorae* und *Enantioblastae* mache, benutze ich zugleich die Gelegenheit, vorläufig einiges über die Endospermbildung bei mehreren *Commelinaceen* mitzuteilen.

Liliiflorae.

Liliaceae.

In dieser Familie, die so oft Material für embryologische Untersuchungen geliefert hat, war bis vor kurzem nur nukleare Endospermbildung bekannt. Indessen hat Seelieb (1924) gefunden, dass ein *Helobiae*-Endosperm für *Tofieldia calyculata* kennzeichnend ist.

Pontederiaceae.

Eichhornia crassipes (Coker 1907 S. 297), *Heteranthera limosa* (Coker 1907 S. 294) und *Pontederia cordata* (Coker 1907 S. 296, Smith 1908 S. 339) haben *Helobiae*-Endosperm.

Cyanastraceae.

Die Endospermbildung bei *Cyanastrum* folgt nach Fries (1919) dem nuklearen Typ.

Juncaceae.

Auf Grund der Beschreibung von Laurent (1904) sprach schon Palm (1915 S. 26) die Vermutung aus, dass die *Juncaceen* eine Art *Helobiae*-Endosperm haben könnten. Diese Annahme ist durch Brenners (1922) Untersuchung bestätigt worden. Derselbe fand, dass *Distichia muscoides*, *Juncus bufonius*, *J. compressus*, *J. filiformis*, *J. lamprocarpus*, *J. squarrosus*, *Luzula campestris*, *L. multiflora* und *L. pilosa* eine Art *Helobiae*-Endosperm haben. Das Endosperm von *Luzula* weicht jedoch von dem »gewöhnlichen» *Helobiae*-Endosperm ab und repräsentiert nach Brenner (l. c. S. 29) einen Typ, der früher nicht bekannt gewesen sein dürfte. Er sagt (Brenner 1922 S. 29): »Während bei den *Juncus*-Arten nach der ersten Teilung des Zentralkerns der basale Kern durch eine sehr deutliche Zellwand von dem oberen und grössten Teil des Embryosacks abgetrennt wurde, können bei *Luzula* irgendwelche Zellwände nicht entdeckt werden. Der basale Endospermkern scheint ebenso wie der zentrale frei zu bleiben, erweist sich aber später doch als der Mutterkern des basalen Endosperms. Seine beiden Tochterkerne sammeln um sich dichtes Plasma (bei *L. pilosa* sogar in zwei Portionen), das zwar gegen die übrigen Teile des Embryosacks gut abgegrenzt, jedoch nicht von Zellwänden oder wahrnehmbaren Membranen umschlossen wird. Vielleicht existieren unscheinbare Plasmahäute, was die Erscheinung analogen Verhältnissen, z. B. bei einigen *Potamogeton*-Arten, *Ottelia* u. s. w., wo keine Membranen, aber nur Plasmahäute die Zellbildung begleiten, nähert.»

Bromeliaceae.

Tillandsia usneoides hat ein basales Endosperm (Billings 1904

S. 104, Pl. IX Fig. 23). Dasselbe ist vielleicht auch bei *Ananassa sativa* (Tischler 1912) der Fall.

Amaryllidaceae.

Wie oben bemerkt, haben einige *Amaryllideen* nukleares, andere *Helobiae*-Endosperm.

Dioscoreaceae.

Die Endospermbildung bei *Dioscorea sinuata* folgt dem nuklearen Typ (Suessenguth 1921 S. 17).

Taccaceae.

Schizocapsa plantaginea und *Tacca cristata* haben nukleares Endosperm (Häkansson 1921 S. 220, 262; Suessenguth 1921 S. 14, 17).

Burmanniaceae.

Ein echtes *Helobiae*-Endosperm haben *Thismia clandestina* und *T. Verstegii* (Ernst u. Bernard 1911 S. 76), *Burmannia candida* (Ernst u. Bernard 1912 a S. 179), *B. Championii* (Ernst u. Bernard 1912 a S. 179) und *B. coelestis* (Ernst 1909 S. 165, Ernst u. Bernard 1912 b S. 251). Dahlgren (1923 S. 10) fügt zu Samuelssons (1913 S. 130) Liste über Pflanzen mit *Helobiae*-Endosperm auch die *Burmanniaceen Gonyanthes candida* und *Burmannia javanica*. Dies ist unnötig, da sie sich bereits in jener Liste befinden. *Gonyanthes candida* ist nämlich mit *Burmannia candida* (siehe Ernst u. Bernard 1912 a S. 161) und *Burmannia javanica* mit *B. coelestis* synonym (s. Ernst 1909 S. 157 und Ernst u. Bernard 1912 b S. 219 sowie Ernst u. Bernard 1909 S. 22, 26). Bei *Thismia javanica* findet nach Ernst u. Bernard (1909 S. 57) die Abtrennung der basalen Endospermzelle erst nach der zweiten Kernteilung im Endosperm statt. Es ist also nicht ganz richtig, wenn Samuelsson (1913 S. 130) und Palm (1915 S. 29) sie ohne weiteres unter Pflanzen mit *Helobiae*-Endosperm einreihen. Norma Pfeiffer (1918 S. 360) gibt für *Thismia americana* an: »At one time the larger portion of the sac is filled with the free nuclei resulting from the division of the endosperm nucleus.» Eine bessere Untersuchung der Endospermbildung bei *Thismia americana* erscheint mir wünschenswert.

Iridaceae.

Innerhalb dieser Familie ist bisher nur nukleare Endospermbildung bekannt (Ferraris 1902).

Enantioblastae.

Commelinaceae.

Ich habe das Vorkommen eines rein nuklearen Endosperms bei

folgenden *Commelinaceen* konstatiert: *Commelina coelestis*, *Aneilema acuminatum*, *Tinantia fugax*, *Tradescantia albiflora* und *T. virginica*.

Xyridaceae.

Bei *Xyris indica* sieht man nach Weinzieher (1914) im zweikernigen Endospermstadium die dichteste Plasmamasse um den chalazal gelegenen Kern. »Der Plasmawandbelag ist am chalazalen Ende besonders stark ausgebildet und enthält auch eine grössere Anzahl von freien Kernen. Ein Unterschied derselben von denjenigen des seitlichen Wandbelages ist vorerst noch nicht wahrnehmbar. Zur Zeit der Vielzellbildung, etwa auf dem Stadium des 20-zelligen Embryos wird die plasma- und kernreiche Embryosackbasis vom übrigen Endosperm durch eine Wand als Haustorium abgetrennt» (l. c. S. 421).

Auf Grund der Beschreibung von Weinzieher (1914) ist *Xyris indica* von Palm (1915 S. 29) unter die Pflanzen aufgenommen worden, die ein mehr oder weniger deutliches *Helobiae*-Endosperm haben.

Dahlgren (1923 S. 16) äussert sich in folgender Weise über das Endosperm bei *Xyris indica:* »If on renewed investigation we should find that the basal part actually at a later stage becomes limited within a cell, it would still prove a highly interesting analogy to the typical *Helobiae*-endosperm.»

Eriocaulaceae.

Eriocaulon septangulare ist mit Fragezeichen in Palms (1915 S. 29) Liste über Pflanzen mit mehr oder weniger deutlichem *Helobiae*-Endosperm aufgenommen. Smith (1910), der *Eriocaulon* untersuchte, hat nichts über das Endosperm mitzuteilen. Palms Vermutung eines basalen Endosperms bei *Eriocaulon*, die er auf S. 24 seiner Abhandlung begründet, kann zutreffen, aber es dürfte zweckmässiger sein, die sicheren Ergebnisse einer Untersuchung über den Endospermtyp in dieser Familie abzuwarten.

Überhaupt dürfte es noch zu früh und in vieler Beziehung unzweckmässig sein, aus Endosperm- und sonstigen embryologischen Charakteren allzu weitgehende Schlüsse über die Phylogenie bei *Liliiflorae* und *Enantioblastae* wie überhaupt im Pflanzenreich zu ziehen. Eine berechtigte Reaktion ist in letzter Zeit gegen die offenbare Übertreibung des systematischen Wertes embryologischer Charaktere entstanden. Dieselben erheischen eine überaus vorsichtige Anwendung in der Systematik. Die Anzahl Familien, innerhalb deren das Vorkommen von sowohl zellularem als nuklearem Endosperm festgestellt worden ist, hat sich ziemlich rasch vermehrt. In mehreren Familien findet man schöne Übergangsformen zwischen den extremen Endo-

spermtypen. Das Vorkommen von zellularem und nuklearem Endosperm ist wenigstens in einigen Fällen sogar innerhalb derselben Gattung bekannt (vgl. H. Svensson 1923 S. 390). Für *Liliiflorae* ergibt sich aus dem Vorhergehenden, dass nukleares und *Helobiae*-Endosperm sowohl bei *Liliaceae* als *Amaryllidaceae* bekannt sind. Dennoch scheint es mir zweifellos zu sein, dass die Endospermbildung eine gewisse systematische Bedeutung besitzt. Notwendig ist indes, die Untersuchungen auf so breiter Basis wie möglich vorzunehmen, so dass sie eine hinreichend grosse Anzahl Gattungen und Arten umfassen. Bei *Liliiflorae* und *Enantioblastae* sind die embryologischen Verhältnisse noch bei weitem nicht befriedigend bekannt. Die allermeisten hierhergehörigen Familien bedürfen einer gründlichen Bearbeitung, ehe ein embryologisches Material vorliegt, das den Systematikern bei der Behandlung der Phylogenie in den Ordnungen von Nutzen sein kann.

Die Staubblätter.

Die Pollenbildungsart. Wie bekannt, bestehen zwei Haupttypen der Pollenbildung, der simultane und der sukzessive. Der erstere ist unter den Dikotyledonen, der letztere unter den Monokotyledonen vorherrschend. Indessen kommt die sukzessive Pollenbildungsart bei einer Reihe Dikotyledonen vor, wie es auch seit lange bekannt ist, dass sich verschiedene Monokotyledonen durch simultane Pollenbildung auszeichnen. Schon Hofmeister (1861 S. 637) sagt: »Die Teilung der Mutterzelle in sukzessiv zwei mal zwei Tochterzellen ist unter den Monokotyledonen entschieden der häufigere Fall, derjenige der simultanen Teilung in vier Tochterzellen der seltnere. Der erste ist z. B. typisch für alle darauf untersuchten *Liliaceen*, für *Tradescantia*, für viele Gräser. Als sichere Beispiele des zweiten können *Najas major* und *Iris florentina*, *parisiensis* u. a. bärtige, genannt werden.» Es ist von Interesse, Hofmeisters weitere Worte zu zitieren (l. c. S. 637), um eine vollständige Kenntnis der damaligen Auffassung der Pollenbildung zu gewinnen: »Übrigens ist bei keiner Art, weder von Mono- noch von Dikotyledonen, einer der beiden Entwicklungsgänge der ausschliesslich herrschende. Man findet bei jeder Art, für die der erstere Regel ist, einzelne Ausnahmen: Pollenmutterzellen, die nach der Weise des zweiten sich vermehren (in einer Anmerkung führt er als Beispiel *Tradescantia* an; Bot. Zeit. 1848, 430) und umgekehrt.» Es hat sich, wie bekannt, später gezeigt, dass die Pollen-

bildung bei einer Pflanze fast immer nur auf die eine oder andere Weise erfolgt. In einigen Fällen weiss oder vermutet man jedoch, dass die Pollenbildung jedem beliebigen Typ folgen kann, so z. B. bei *Drosera rotundifolia, D. filiformis* und *D. intermedia* (Levine 1916) sowie bei *Tacca cristata* (Palm 1920). In seiner Zusammenstellung von Beispielen für Wandbildung nach der ersten Teilung in den Pollenmutterzellen der Dikotyledonen hat Farr (1916) aus der Literatur auch solche Fälle angeführt wie das Verhalten bei gewissen Formen der Gattungen *Taraxacum, Hieracium, Mirabilis* und *Lathyrus*. Wie Täckholm u. Söderberg (1918 S. 196) betonen, »handelt es sich hier um eine bei sterilen Bastarden und apogamen Arten vorkommende anomale Erscheinung, die zu der Sterilität des Pollens in Beziehung steht. Am häufigsten bleibt hier die zweite Teilung der Pollenmutterzelle aus. Die Liste solcher Fälle könnte mit anderen Beispielen aus diesen Kategorien von Pflanzen erweitert werden». So könnte nun Farr's meiner Meinung nach recht vollständige Zusammenstellung mit dem apogamen *Eupatorium glandulosum* (Holmgren 1919 S. 71, 72) ergänzt werden. Weitere Beispiele kenne ich nicht. Fast immer pflegen alle Arten einer Gattung bezüglich der Pollenentwicklung ein und demselben Typ zu folgen. Jedoch zeigen die Resultate der Untersuchung von Täckholm u. Söderberg (1918), dass dies nicht immer der Fall ist. Diese fanden nämlich, dass *Aristolochia fimbriata* durch sukzessive Wandbildung bei der Pollenentwicklung charakterisiert ist, was nach Samuelsson (1914) auch bei *A. Clematitis* der Fall ist, während sich *A. Sipho* durch simultane Pollenbildung auszeichnet.

Für *Magnolia* und *Liriodendron* haben Andrews (1902) und Guignard (1897 u. 1898) und für *Anona Cherimolia* Samuelsson (1914) eine besondere Teilungsform angegeben. Nach der heterotypischen Teilung wird hier die Pollenmutterzelle von den Rändern her eingeengt, aber eine völlige Durchschnürung kommt erst zu Stande, nachdem auch die homotypische Teilung stattgefunden hat. Guignard und Samuelsson erblicken in diesem Prozess eine Zwischenstufe zwischen simultaner und sukzessiver Pollenbildung.

Besonders während der letzten zehn Jahre haben verschiedene Forscher, z. B. Samuelsson (1914), Guignard (1915 a, b), Täckholm u. Söderberg (1917, 1918), Söderberg (1919), Palm (1920) sowie Suessenguth (1921) der Art der Pollenbildung grosses Interesse gewidmet. Söderberg (1919) und auch Suessenguth (1921) haben recht umfassende Verzeichnisse monokotyler Pflanzen gegeben, welche dem einen oder anderen Typ in der Pollenbildung folgen.

Bei *Amaryllidaceae* waren bisher verhältnismässig nur wenig Fälle von sukzessiver Pollenbildung bekannt, während der simultane Typ in der Familie unbekannt war. Da ich bei *Ixiolirion montanum* fand, dass die Pollenbildung simultan erfolgt, wurde mein Interesse für die Verteilung der beiden Pollenbildungstypen, vor allem bei *Amaryllidaceae* und *Velloziaceae*, aber auch bei monokotylen Pflanzen im allgemeinen geweckt. Da jetzt sowohl Söderbergs (1919) als Suessenguths (1921) Arbeiten bei weitem nicht vollständig sind, habe ich in der folgenden Liste einige mir bekannte Fälle von sukzessiver und simultaner Pollenbildung bei den Monokotyledonen zusammengestellt. Bei der Aufstellung bin ich dem System von v. Wettstein (1911) gefolgt. Ich habe die Gelegenheit benutzt, in meinem Verzeichnis auch die Art der Pollenbildung bei einigen Vertretern von *Helobiae* sowie bei einigen *Liliaceen* und *Commelinaceen* vorläufig anzugeben, die ich selbst untersucht habe und über die ich in kurzem ausführlichere Mitteilungen machen zu können hoffe.

Monocotyledoneae.

Helobiae.

Alismataceae.		
Alisma Plantago	sukzessiv	Verf.
Butomaceae.		
Butomus umbellatus	sukzessiv	Holmgren 1913.
Limnocharis flava	»	Palm 1920.
Hydrocleis nymphoides	»	Suessenguth 1921 (S. 7).
Hydrocharitaceae.		
Elodea canadensis	sukzessiv	Wylie 1904.
Scheuchzeriaceae.		
Triglochin palustre	sukzessiv	Täckholm u. Söderberg 1918.
Lilaea subulata	»	Campbell 1898.
Aponogetonaceae.		
Aponogeton distachyus	sukzessiv	Marguerite Sergueeff 1907 (S. 103 u. Fig. 64).
» »	simultan	Suessenguth 1921 (S. 7), Verf.
ulvaceus	»	Suessenguth 1921 (S. 7).
abyssinicus	sukzessiv	Verf.
Potamogetonaceae.		
Potamogeton foliosus	sukzessiv	Wiegand 1899.
Ruppia rostellata	»	Murbeck 1902.
Zostera marina	»	Rosenberg 1901 (S. 13).

Najadaceae.

Najas flexilis	sukzessiv	CAMPBELL 1897.
major	simultan	HOFMEISTER 1861.
» »	sukzessiv	GUIGNARD 1899.

Triuridaceae.

Sciaphila sp. (*S. Andajensis* Becc. nahestehend)	sukzessiv	WIRZ 1910 (S. 424).

Liliiflorae.

Liliaceae.

Tofieldia calyculata	simultan	AFZELIUS 1918, SEELIEB 1924.
Veratrum album	sukzessiv	SUESSENGUTH 1921 (S. 5).
Gloriosa virescens		AFZELIUS 1918.
Tricyrtis hirta		ISHIKAWA 1916, GUIGNARD 1884 (Pl. 3 Fig. 87, 88, 89).
Colchicum autumnale		PAULA HEIMANN-WINAWER 1919.
Asphodelus albus	simultan	STRASBURGER 1880. SUESSENGUTH 1921 S. 5.
luteus	»	STRASBURGER 1880.
Asphodeline lutea	»	SUESSENGUTH 1921 (S. 5).
Eremurus himalaicus		» » »
Bulbine longiscapa		» »
Anthericum Liliago	sukzessiv	STRASBURGER 1880.
sp.	simultan	TÄCKHOLM u. SÖDERBERG 1917 (S. 6).
ramosum	sukzessiv	SUESSENGUTH 1921 (S. 5). Verf.
Chlorophytum Sternbergianum		SUESSENGUTH 1921 (S. 5).
Dianella sp.	simultan	PALM 1920.
Funkia ovata	sukzessiv	SACHS 1874 (S. 534).
» *Sieboldiana*	»	MIYAKE 1905.
Hemerocallis flava		ZACHARIAS 1888 (S. 35, 55, Taf. II Fig. 6).
» *fulva*	»	STRASBURGER 1882 b, JUEL 1897.

Anm. STRASBURGER (1882 b) bemerkt, dass TANGL die Pollenbildung bei *Hemerocallis fulva* unrichtigerweise als simultan betrachtet. In meiner Liste bezeichne ich die Pollenbildung als sukzessiv, denn sie kommt diesem Typ am nächsten.

Tritoma (= *Kniphofia*) *Tuckii*	simultan	SUESSENGUTH 1921 (S. 5).
Aloe caesia	»	GUIGNARD 1915 a.
echinata	»	» »
striata		» »
Eru	»	SUESSENGUTH 1921 (S. 5).
» *nobilis*		» » »
Gasteria verrucosa		GUIGNARD 1915 a.
» *trigona*	»	SUESSENGUTH 1921 (S. 5).
» *obtusifolia*	»	» »
glabra	»	Verf.
Haworthia sp.		GUIGNARD 1915 a.

Haworthia cymbiformis	simultan	Suessenguth 1921 (S. 5).
Apicra spiralis	»	Guignard 1915 a.
Agapanthus	sukzessiv	Palm 1920.

Anm. Infolge eines Irrtums hat Palm (1920) *Agapanthus* unter die *Amaryllideen* gestellt.

Allium tricoccum	sukzessiv	Nothnagel 1916.
» *fistulosum*	»	Ishikawa 1897.
» *Cepa*	»	Miyake 1905.
Victorialis	»	» »
» *ursinum*	»	Guignard 1884 (Pl. 3 Fig. 74—76, 79, 80).
» *Moly*	»	Strasburger 1880, Miyake 1905.
Lilium candidum	»	Strasburger 1880, 1882 b Miyake
	»	1905, Farmer u. Moore 1905.
» *tigrinum*	»	Chamberlain 1897.
» *philadelphicum*	»	» »
» *croceum*	»	Strasburger 1882 b.
» *Martagon*	»	Guignard 1884, 1891, Miyake 1905, Zimmermann 1893.
» *chalcedonicum*	»	Guignard 1885.
» (mehrere Arten)	»	Strasburger 1880.
» ——	»	Mottier 1897.
Fritillaria persica	»	Strasburger 1882 b, 1884.
Galtonia candicans	»	Miyake 1905.
Scilla sp.	»	Suessenguth 1921 (S. 7).
Cordyline cannaefolia	»	» » »
» *stricta*	»	Verf.
Dracaena Hookeriana	»	»
Astelia Cunninghamii	»	»
Asparagus officinalis	»	Täckholm u. Söderberg 1918.
» *medeoloides*	»	Suessenguth 1921 (S. 7).
Smilacina sp.	»	Lawson 1912 (S. 618. Fig. 40—42).
Polygonatum multiflorum	»	Verf.
Convallaria majalis	»	Wiegand 1899.
Trillium grandiflorum	»	Atkinson 1899.
Sanseviera macrophylla	»	Palm 1920.
» *cylindrica*	»	Verf.
Eustrephus latifolius	»	Palm 1920.
Smilax herbacea	»	Lillian Humphrey 1914 (S. 365).

Stemonaceae.

Stemona moluccana	sukzessiv	Palm 1920.
» *javanica*	»	» »

Pontederiaceae.

Eichhornia crassipes	sukzessiv	Smith 1898.
Pontederia cordata	»	» »
Heteranthera reniformis	»	Palm 1920.

Haemodoraceae.		
Xyphidium coeruleum	sukzessiv	SUESSENGUTH 1921 (S. 7).
Juncaceae.		
Luzula pilosa	simultan	TÄCKHOLM u. SÖDERBERG 1917, SUESSENGUTH 1921 (S. 5).
» *multiflora*	»	BRENNER 1922 (S. 12).
Flagellariaceae.		
Flagellaria indica	sukzessiv	PALM 1920.
Bromeliaceae.		
Cryptanthus acaulis	sukzessiv	PALM 1920, SUESSENGUTH 1921 (S. 7).
Pitcairnia sp.	»	PALM 1920.
» *pruinosa*	»	SUESSENGUTH 1921 (S. 7).
Nidularium sp.	»	» »
Vriesea Kitteliana × guttata	»	» »
Amaryllidaceae.		
Haemanthus Katharinae	sukzessiv	Verf.
Clivia nobilis	»	
Galanthus nivalis	»	»
Crinum latifolium	»	»
Ixiolirion montanum	simultan	»
Hymenocallis litoralis	sukzessiv	PALM 1920.
Eucharis	»	» »
Polianthes tuberosa	»	» »
Agave virginica	»	SCHAFFNER 1909.
Alstroemeria pulchella = (= *A. psittacina*)	»	Verf.
A. Pelegrina	»	GUIGNARD 1884 (Pl. 2 Fig. 42—44).
Bomarea Caldasii	»	Verf.
Curculigo recurvata	»	PALM 1920, SUESSENGUTH 1921 (S. 7), Verf.
Hypoxis decumbens	»	Verf.
Velloziaceae.		
Vellozia elegans	sukzessiv	(wahrscheinlich) Verf.

Anm. SUESSENGUTH 1921 (S. 6) ist anderer Ansicht. Er sagt: »Die Form der Pollentetraden bei *Velloziaceen* (*Vellozia elegans*, vgl. auch MOHL 1834) lässt ebenfalls Simultanteilung vermuten.»

Dioscoreaceae.		
Dioscorea quinqueloba	simultan	TÄCKHOLM u. SÖDERBERG 1918.
» *Tocoro*	»	SUESSENGUTH 1921 (S. 5).
» *sinuata*	»	» » »
Taccaceae.		
Schizocapsa plantaginea	simultan	HÅKANSSON 1921.
Tacca cristata	»	PALM 1920, SUESSENGUTH 1921 (S. 5).

Anm. PALM (1920) hebt die Möglichkeit hervor, dass sukzessive Pollenbildung ausserdem bei *Tacca cristata* vorkommen kann.

Burmanniaceae.

Burmannia Championii	sukzessiv	SCHOCH 1920 (S. 21, 41).
» *disticha*	»	» » » »
» *candida*	»	» » » »
» *coelestis*	»	» » (S. 62).

Iridaceae.

Crocus vernus	simultan	GUIGNARD 1915 b.
» *sativus*	»	» »
Iris (mehrere Arten)	»	HOFMEISTER 1861.
Pseud-Acorus	»	GUIGNARD 1915 a, MIYAKE 1905.
squalens	»	» »
» *germanica*	»	» »
foetidissima	»	» »
sibirica	»	» »
pallida	»	GUIGNARD 1915 a, MIYAKE 1905.
sambucina	»	GUIGNARD 1915 a.
spuria	»	MIYAKE 1905.
» *florentina*	»	» »
Tigridia Pavonia	»	GUIGNARD 1915 b.
Sisyrinchium striatum	»	GUIGNARD 1915 a.
» *Bermudiana*	»	» »
Antholyza aethiopica	»	» »
» *Cunonia*	»	» »
Ixia paniculata	»	» »
» *coccinea*	»	» »
maculata	»	» »
Gladiolus gaudavensis	»	» 1915 b.
Freesia refracta	»	» 1915 a.
Montbretia crocosmiaeflora	»	» »

Enantioblastae.

Commelinaceae.

Palisota Barteri	sukzessiv	PALM 1920.
Commelina coelestis	»	TÄCKHOLM u. SÖDERBERG 1918. Verf.
Tinantia fugax	»	TÄCKHOLM u. SÖDERBERG 1918.
Spironema fragrans	»	Verf.
Tradescantia virginica	»	BARANETZKY 1880, STRASBURGER 1880, ZACHARIAS 1888, (S. 35), MIYAKE 1905, SUESSENGUTH 1921 (S. 7).
» *discolor*	»	BARANETZKY 1880.
pilosa	»	» »
» *subaspera*	»	»
zebrina (= *Zebrina pendula*)	»	
» *elata*		STRASBURGER 1880

Tradescantia-Arten	sukzessiv	Strasburger 1882 b (S. 501).
» *geniculata*	»	Suessenguth 1921 (S. 7).
» *sp.*	»	» » »
» *albiflora*	»	Verf.
Rhoeo discolor	»	Palm 1920, Suessenguth 1921 (S. 7).
Xyridaceae.		
Xyris indica	sukzessiv	Weinzieher 1914.
Eriocaulaceae.		
Eriocaulon truncatum	sukzessiv	Palm 1920.
» *sp.*	»	» »

Cyperales.

Cyperaceae.		
Carex acuta	simultan	Juel 1900.
» *aquatilis*	»	Stout 1912 (Taf. XII Fig. 29, 30).
Fuirena simplex	»	Suessenguth 1921 (S. 6).
Isolepis gracilis	»	» » »

In meiner Liste bezeichne ich die Pollenbildung in der Familie als simultan, denn sie kommt diesem Typ am nächsten. Eine gute Beschreibung der Entwicklung der Pollenkörner bei *Carex* gibt Juel (1900), der auch auf die Resultate früherer Pollenuntersuchungen bei *Cyperaceen* hinweist. Nach Juel entstehen in der Pollenmutterzelle bei *Carex acuta* vier freie Kerne, von denen einer, der ungefähr in der Mitte des Zellraumes liegt, wächst und in gewöhnlicher Weise das Pollenkorn bildet, während sich die drei kleinen Kerne, die in der inneren Ecke der Zelle liegen, gegeneinander und gegen den äusseren Zellraum abzugrenzen scheinen, so dass sich hier eigentlich drei kleine Zellen befinden, deren Grenzschichten nur plasmatischer Natur sind; Zellwände sind hier nicht vorhanden. Die drei kleinen Tochterzellen in der Tetrade degenerieren. In mein Verzeichnis nehme ich die Gattungen und Arten nicht auf, über welche Elfving (1879) und Wille (1886) Angaben machen, die es glaubhaft erscheinen lassen, dass ihre Pollenbildung gleichfalls modifiziert simultan ist. Strasburger (1884 b S. 11) hält mit Unrecht die Pollenbildung bei den *Cyperaceen* für sukzessiv.

Glumiflorae.

Gramineae.		
Zea Mays	sukzessiv	Kuwada 1911.
Paspalum mandioccamum	»	Täckholm u. Söderberg 1918.
» *conjugatum*	»	Palm 1920.
Panicum variegatum	»	Suessenguth 1921 (S. 7).
Oryza sativa	»	Kuwada 1910 (S. 271, 272).
Phragmites communis	»	Tischler 1918.

Phragmites communis v. Pseudodonax	sukzessiv	TISCHLER 1918.
Triticum compactum	»	WINGE 1924 (S. 268).
» *compactum v. splendens*	»	KOERNICKE 1896.
» *durum* ♀ × *T. vulgare* ♂	»	KIHARA 1919 (S. 27).
» *turgidum* ♀ × *T. compactum* ♂	»	» » »
» *polonicum* ♀ × *T. spelta* ♂	»	» » »
Secale cereale	»	GOLINSKI 1893.

Scitamineae.

Musaceae.

Musa (mehrere kultivierte Formen)	sukzessiv	TISCHLER 1910, D'ANGREMOND 1915.
Heliconia Bihai	»	PALM 1920.

Zingiberaceae.

Alpinia gigantea	sukzessiv	SUESSENGUTH 1921 (S. 8).
Costus cylindricus	»	PALM 1920.
Curcuma colorata	»	» »

Cannaceae.

Canna indica	sukzessiv	TÄCKHOLM u. SÖDERBERG 1918.

Marantaceae.

Maranta sanguinea	sukzessiv	SUESSENGUTH 1921 (S. 8).
Thalia dealbata	»	» » »

Gynandrae.

Orchidaceae.

Cypripedium candidulum	simultan	SUESSENGUTH 1921 (S. 4).
Cypripedium	sukzessiv	GUIGNARD 1882 b (S. 40), 1915 a.
Selenipedium cardinale	simultan	SUESSENGUTH 1921 (S. 4).
Paphiopedilum insigne	»	» » »
» *callosum*	»	» » »
Ophrys sp.	»	GUIGNARD 1882 b.
Orchis (mehrere Arten)	»	» »
Loroglossum	»	
Cephalanthera	»	» »
Epipactis palustris	sukzessiv?	WILLE 1886.
Limodorum abortivum	simultan	GUIGNARD 1882 b, 1897 (S. 193).
Listera ovata	»	GUIGNARD 1884 (Taf. 3 Fig. 61, 62, 64, 65, 67).
Neottia ovata	»	GUIGNARD 1882 b.
Thunia Bensoniae	»	SUESSENGUTH 1921 (S. 4).
Pleurothallis velaticaulis		» » »
Anocentrum miniatum	»	» »
Coelia bella	»	» » »
Calopogon pulchellus	»	LULA PACE 1909 (S. 130).
Calanthe	»	GUIGNARD 1882 b.

Acanthophippium sylhetense	simultan	Suessenguth 1921 (S. 4).
Cymbidium Lowianum	»	» » »
Maxillaria	»	Guignard 1882 b.
Phalaenopsis amabilis	»	Palm 1920.

Spadiciflorae.

Palmae.

Chamaedorea corallina	simultan	Söderberg 1919.
» *Sartorii*	»	Suessenguth 1921 (S. 7).
» *glaucophylla*	»	» » »
» *Karwinskiana*	»	» » »
Areca triandra	»	Palm 1920.
Carysta sp.	»	» »
Pterygospermum sp.	»	» »

Cyclanthaceae.

Carludovica macropoda	sukzessiv	Palm 1920.

Anm. *Cyclanthus cristatus* zeigt nach Suessenguth 1921 (S. 8) Quadrantanordnung

Typhaceae.

Typha latifolia	sukzessiv	Schaffner 1897.

Araceae.

Symplocarpus foetidus	sukzessiv	Duggar 1900.
Peltandra undulata	»	» »
Richardia africana	»	Overton 1909.
Anthurium leuconeurum	»	Suessenguth 1921 (S. 8).
Arisaema triphyllum	»	Picket 1915.
Microcasia pygmaea	»	Palm 1920.
Pothos sp.	»	» »

Anm. Gow (1913), der eine Anzahl *Araceen* untersucht hat, sagt: »Tetrad formation in the anthers of some species is by means of simultaneous, in others by successive, divisions.» Seine Angaben bedürfen einer erneuten Prüfung.

Lemnaceae.

Lemna minor	sukzessiv	Caldwell 1899.

Wie aus dieser Zusammenstellung hervorgeht, hat Hofmeister (1861) für *Najas major* simultane Pollenbildung angegeben, während Guignard (1899) bei derselben Art fand, dass die Pollenbildung dem sukzessiven Typ folgt. Es dürfte wohl kaum ein Zweifel darüber herrschen, dass Guignards Beobachtung die richtige ist. Suessenguth (1921) teilt mit, dass sich *Aponogeton distachyus* und *A. ulvaceus* durch simultane Pollenbildung auszeichnen. Es war ihm offenbar unbekannt, dass Marguerite Sergueeff (1907) für die erstgenannte Art angegeben hatte, dass die Pollenbildung dem sukzessiven Typ folge. Eine erneute Untersuchung der Pollenbildungsart innerhalb der

Gattung *Aponogeton* schien mir wegen dieser widersprechenden Angaben höchst wünschenswert. Eine solche habe ich auch kürzlich bei *Aponogeton distachyus* und *A. abyssinicus* ausgeführt und dabei gefunden, dass die Pollenbildung bei der erstgenannten Art dem simultanen Typ folgt — wie Suessenguth (1921) ganz richtig angegeben hat — dass sich dagegen *Aponogeton abyssinicus* durch sukzessive Pollenbildung auszeichnet. Marguerite Sergueeffs (1907) Beobachtung über die Pollenbildungsart bei *Aponogeton distachyus* ist also unrichtig. Meine Untersuchung hat ein weiteres Beispiel dafür geliefert, dass die Pollenbildungsart innerhalb ein und derselben Gattung verschieden sein kann, was, wie ich bereits oben bemerkt habe, schon für die Gattung *Aristolochia* bekannt war. *Aponogeton distachyus* und *A. ulvaceus* dürften die einzigen *Helobien* sein, bei denen eine simultane Pollenbildungsart bisher mit Sicherheit konstatiert ist. Sonst scheint Pollenbildung nach dem sukzessiven Schema für die Ordnung charakteristisch zu sein. Ich will jedoch darauf aufmerksam machen, dass nur eine äusserst geringe Anzahl Arten in allen den Gattungen untersucht ist, für welche bisher Angaben über die Pollenbildungsart bei *Helobiae* vorliegen.

Innerhalb *Liliaceae* ist bei einem Teil Pflanzen simultane, bei anderen sukzessive Pollenbildung festgestellt. In einer Gattung, *Anthericum*, werden sogar beide Typen als vorhanden angegeben. *Anthericum Liliago* und *A. ramosum* (Strasburger 1880, Suessenguth 1921, Verf.) haben nämlich sukzessive Pollenbildung, während *Anthericum sp.* nach Täckholm u. Söderberg (1917) simultane haben soll. Sie haben mir indes freundlichst mitgeteilt, dass vielleicht ein Irrtum bei Bestimmung der untersuchten Pflanze vorliegt.

Hofmeisters (1848) Angabe über simultane Pollenbildung bei *Tradescantia virginica* hat sich als unrichtig erwiesen. Bei allen *Commelinaceen* folgt die Pollenbildung, soweit bisher bekannt ist, dem sukzessiven Typ.

Suessenguth (1921) hat Simultanteilung bei *Cypripedium candidulum* festgestellt, während Guignard (1882 b, 1915 a) sukzessive Pollenbildungsart innerhalb derselben Gattung angegeben hat. Man hat angeführt (Söderberg 1919 S. 208), dass die Pollenbildung bei *Epipactis palustris* nach den Beobachtungen von Wille (1886) dem sukzessiven Typ folgt. Diese brauchen indes meiner Meinung nach nicht auf einen sukzessiven Pollentyp zu deuten. Vielleicht ist es Willes (1886 S. 52) Angabe über die bei der ersten Teilung in der Mutterzelle auftretende Zellplatte (siehe auch seine Taf. III Fig. 107, 108),

die Söderberg einen solchen Pollentyp vermuten lässt. Für diesen Fall sei bemerkt, dass es ja keineswegs ungewöhnlich ist, dass eine Zellplatte bei der heterotypischen Teilung der Pollenmutterzelle auftritt, auch wenn die Pollenbildungsart simultan ist, sowie dass Guignard (1882 b S. 33) bei *Orchis, Ophrys* und *Loroglossum* — wenn auch nur in seltenen Fällen — eine transitorische Zellplatte im Anaphasestadium der ersten Kernteilung in der Pollenmutterzelle beobachtet hat. Wie aus der Zusammenstellung hervorgeht, hat Guignard (1882 b) Simultanteilung bei u. a. *Cephalanthera* und *Limodorum* gefunden, die in Engler-Prantl (1889) zu derselben Gruppe *Monandrae-Neottiinae-Cephalanthereae* wie *Epipactis* gehören. Suessenguths (1921 S. 4) Angabe, dass Guignard (1882 b) Simultanteilung bei *Epipactis palustris* festgestellt habe, ist nicht richtig. Künftige Untersuchungen müssen die Frage nach der Pollenbildungsart bei *Epipactis* wie auch bei *Cypripedium* entscheiden.

Aus der Zusammenstellung ergibt sich, dass der simultane Pollentyp mindestens in zehn Monokotyledonenfamilien auftreten kann nämlich in *Aponogetonaceae, Liliaceae, Juncaceae, Amaryllidaceae, Dioscoreaceae, Taccaceae, Iridaceae, Cyperaceae, Orchidaceae* und *Palmae*.

Bei allen bisher untersuchten Vertretern von *Juncaceae, Dioscoreaceae, Taccaceae* (*Tacca cristata* nach Palm 1920 vielleicht bisweilen ausgenommen), *Iridaceae, Cyperaceae, Orchidaceae* (vielleicht) und *Palmae* folgt die Pollenentwicklung dem simultanen Typ, während ausschliesslich der sukzessive Typ bei allen bisher untersuchten Pflanzen vorkommt, die zu folgenden Familien gehören: *Alismataceae, Butomaceae, Hydrocharitaceae, Scheuchzeriaceae, Potamogetonaceae, Najadaceae, Triuridaceae, Stemonaceae, Pontederiaceae, Haemodoraceae, Flagellariaceae, Bromeliaceae, Velloziaceae* (wahrscheinlich), *Burmanniaceae, Commelinaceae, Xyridaceae, Eriocaulaceae, Gramineae, Musaceae, Zingiberaceae, Cannaceae, Marantaceae, Cyclanthaceae, Typhaceae, Lemnaceae* und wahrscheinlich auch alle bisher untersuchten *Araceen*.

Es dürfte sich wohl kaum leugnen lassen, dass die Pollenbildungsart im allgemeinen ein systematisch recht gut verwendbarer Charakter ist. Simultanteilung ist bei dikotylen Pflanzen vorherrschend. Besonders in der zu ihnen gehörenden Ordnung *Polycarpicae* sind jedoch beide Pollenbildungsarten bekannt (siehe z. B. Suessenguth 1921). Dagegen kann man nicht länger sagen, dass die sukzessive Pollenbildungsart auch nur annähernd so vorherrschend bei den Monokotyledonen ist wie Simultanteilung bei den dikotylen Pflanzen, wenn

auch sukzessive Teilung bei den meisten Monokotyledonenfamilien die Regel ist. Besonders bemerkenswert ist, dass sowohl innerhalb *Polycarpicae* als innerhalb *Helobiae*, deren Verwandtschaft miteinander, wie bekannt, allgemein angenommen wird, nunmehr sowohl die simultane als die sukzessive Pollenbildungsart festgestellt ist. Aber Simultanteilung ist ausserdem in verschiedenen anderen von Wettsteins (1911) Monokotyledonenordnungen bekannt: *Liliiflorae*, *Cyperales*, *Gynandrae* und *Spadiciflorae*. Für gewisse *Liliiflorae*-Familien scheint sie kennzeichnend zu sein, z. B. für *Juncaceae*, *Dioscoreaceae* und *Iridaceae*, während unsere jetzige Kenntnis der Pollenbildungsart bei *Liliaceae* und *Amaryllidaceae* für die Wahrscheinlichkeit spricht, dass Vertreter der verschiedenen Gruppen der Familien, welche die Systematiker bereits aufgestellt haben, streng dem einen oder anderen Typ bezüglich der Pollenbildung folgen. Nur bei *Asphodeloideae-Asphodeleae-Anthericinae* (Engler-Prantl 1888) innerhalb der Familie *Liliaceae* wissen wir, dass beide Pollenbildungsarten vertreten sind: die simultane bei *Bulbine longiscapa* (Suessenguth 1921), die sukzessive bei *Anthericum Liliago* (Strasburger 1880), *A. ramosum* (Suessenguth 1921, Verf.) sowie *Chlorophytum Sternbergianum* (Suessenguth 1921).

Andererseits mahnt bereits unsere jetzige Kenntnis der Pollenbildungsart zu grösster Vorsicht, wenn es sich um ihre Anwendbarkeit für die Phylogenie handelt. Wenigstens eine Gattung der Monokotyledonen, *Aponogeton*, ist ja bekannt, innerhalb deren die Pollenbildungsart bei verschiedenen Arten verschieden sein kann.

Zum Schluss will ich auch mit einigen Worten auf die Frage eingehen, welcher der beiden Pollentypen phylogenetisch der ältere ist. Suessenguth (1921 S. 3) sagt, dass die Simultanteilung unbestreitbar die ältere sei, denn sie kommt nicht nur bei allen untersuchten Gymnospermen, sondern auch allgemein bei den Pteridophyten und Moosen vor. Ich kann Suessenguths Auffassung nicht ohne weiteres akzeptieren. Seine Behauptung, dass nur Simultanteilung bei den Gymnospermen wahrgenommen sei, trifft nicht zu. Von den *Cycadeen* ist nämlich bekannt, dass die Pollenbildung nach dem sukzessiven Typ erfolgt (Coulter u. Chamberlain 1910 S. 118). Es erscheint mir natürlicher, sich die Wandbildung bei dem heterotypischen Teilungsprozess der Pollenmutterzelle als am ursprünglichsten zu denken, ebenso wie bei dem der Makrosporenmutterzelle, und die Reduktion der Wand als etwas Abgeleitetes anzusehen. Dass nach Strasburger das Auftreten einer transitorischen Zellplatte nach der

ersten Teilung bei Simultanteilung die Regel sein soll, spricht für eine solche Auffassung.

Die Periplasmodiumbildung. Eines der interessantesten Ergebnisse, das meine Untersuchungen über die Embryologie und Zytologie bei *Amaryllidaceae* geliefert haben, scheint mir die Feststellung der Periplasmodiumbildung in den Antheren bei *Hypoxis decumbens*, *H. villosa* und *Curculigo recurvata* zu sein. Bei den übrigen untersuchten *Amaryllideen* sowie bei *Vellozia elegans* wurde dagegen konstatiert, dass kein Periplasmodium gebildet wird. Durch meine Beobachtungen über die Periplasmodiumbildung bei den *Amaryllideen* wurde mein Interesse auf die Frage nach dem Vorkommen von Periplasmodien bei monokotylen Pflanzen im allgemeinen gerichtet. Diese Frage ist indes ziemlich ausführlich von Tischler (1915) behandelt. Ich will deshalb vorläufig nur in Kürze die Resultate bei einigen von mir untersuchten *Aponogetonaceen, Liliaceen, Commelinaceen* und *Araceen* mitteilen sowie einige Angaben aus der Literatur anführen, die nach Tischlers Arbeit (1915) hinzugekommen sind, soweit sie die Tapetenzellen berühren.

Schon Tischler (1915) fand ein typisches, einheitliches Periplasmodium bei *Aponogeton distachyus*. Suessenguth (1921 S. 12) sah ein echtes Periplasmodium nicht nur bei *Aponogeton distachyus*, sondern auch bei *A. ulvaceus*. Ich kann die Richtigkeit ihrer Beobachtungen für *Aponogeton distachyus* bestätigen und hinzufügen, dass *A. abyssinicus* von den obenerwähnten *Aponogeton*-Arten in bezug auf das Verhalten der Tapetenzellen nicht abweicht.

Bei Vertretern der Ordnung *Liliiflorae* kannte Tischler (1915) keinen sicheren Fall, in dem Periplasmodiumbildung vorkam. Bei folgenden *Liliaceen* bilden die Tapetenzellen kein Periplasmodium: *Tofieldia calyculata* (Seelieb 1924 S. 173), *Veratrum album* (Verf.), *Colchicum autumnale* (Paula Heimann-Winawer 1919), *Anthericum ramosum* (Verf.), *Nothoscordon fragrans* (Verf.), *N. striatum* (Verf.), *Cordyline stricta* (Verf.), *Semele androgyna* (Verf.), *Polygonatum multiflorum* (Verf.) und *Sanseviera cylindrica* (Verf.). Über die *Juncaceen* sagt Brenner (1922 S. 10), dass sicher kein Periplasmodium gebildet wird. Håkansson (1921 S. 195) hat angegeben, dass bei *Schizocapsa plantaginea* (*Taccaceae*) keine echte Periplasmodiumbildung vorkommt.

Tatsächlich sind also die beiden Gattungen *Curculigo* und *Hypoxis* die einzigen bisher bekannten in der ganzen *Liliiflorae*-Ordnung (in Wettsteins Sinne), bei denen ein echtes Periplasmodium mit Sicherheit gebildet wird.

Tischler (1915) fand Periplasmodiumbildung bei *Commelina coelestis*, *Tradescantia fluminensis* und *T. virginica* sowie bei *Rhoeo discolor*. Ich kann hinzufügen, dass ein Periplasmodium auch bei folgenden *Commelinaceen* gebildet wird: *Palisota Barteri*, *Aneilema acuminatum*, *Cochliostema odoratissimum*, *Dichorisandra ovata*, *Tinantia fugax*, *Spironema fragrans* und *Tradescantia albiflora*.

Zu den bereits bekannten Pflanzen innerhalb *Araceae*, in deren Antheren Periplasmodiumbildung festgestellt ist, können *Spathicarpa sagittifolia* und *Pinellia ternata* gefügt werden (Verf.).

Tischler (1915 S. 86) hat die Ansicht ausgesprochen, dass die Periplasmodiumbildung ein Charakter ist, der ganz sicher systematischen Wert wenigstens bei den Monokotyledonen besitzt, aber er betont, dass natürlich zuerst weitere Beobachtungen notwendig sind. Ich schliesse mich seiner Meinung vollkommen an, für deren Richtigkeit meine Untersuchungen, wie ich glaube, neue Beweise geliefert haben. Auch Juel (1915), der die Auflösung der Tapetenzellen sowohl bei verschiedenen Dikotyledonen als Monokotyledonen untersucht hat, hält es für wahrscheinlich, dass gewisse natürliche Abteilungen der Angiospermen durch Periplasmodiumbildung in den Pollensäcken gekennzeichnet sind. Die Periplasmodiumbildung scheint mir ein ebenso guter systematischer Charakter für *Helobiae* zu sein wie das Endosperm und die ansehnliche Ausbildung der Suspensorzelle des Embryos, vielleicht sogar ein noch besserer als das basale Endosperm, dessen Vorkommen mir wenigstens bei einigen *Juncaginaceen* zweifelhaft erscheint. Eine nicht geringe Anzahl *Commelinaceen*, Vertreter verschiedener Gattungen umfassend, die den verschiedenen Untergruppen der Familie angehören, zeigen sämtlich eine echte Periplasmodiumbildung, und dasselbe ist bei allen bisher untersuchten *Araceen* der Fall. Für die *Hypoxis*-Gruppe der *Amaryllideen* scheint das Zerfliessen der Tapetenzellen in ein echtes Periplasmodium ein guter systematischer Charakter zu sein, der sie vielleicht von allen anderen Gruppen der Familie unterscheidet.

Bei einem Überblick über die bisher bekannten Fälle, wo echte Periplasmodiumbildung bei mono- und dikotylen Pflanzen konstatiert ist, bekommt man meiner Ansicht nach den Eindruck, dass eine solche hier und da im System aufgetreten ist. Bisweilen haben Repräsentanten aller oder fast aller Familien einer Ordnung Periplasmodien oder zeigen Veränderungen im Tapetum, die an solche erinnern, z. B. *Rubiales* (Juel 1915), *Helobiae* (Tischler 1915), bisweilen wird ein Periplasmodium in den Pollensäcken nur bei Pflanzen einer Familie

einer Ordnung gebildet, z. B. bei *Malvaceae* innerhalb *Columniferae* (Juel 1915, Verf.), *Commelinaceae* innerhalb *Enantioblastae* (Tischler 1915, Verf.), während Vertreter einer mehr oder weniger nahe verwandten Familie der Ordnung kein Periplasmodium bekommen, z. B. *Tiliaceae* innerhalb *Columniferae* (Juel 1915, Verf.), *Xyridaceae* innerhalb *Enantioblastae* (Weinzieher 1914). In einigen Fällen ist es auffällig, dass die Tapetenzellen bei Typen, die zu derselben Familie gehören, ein entgegengesetztes Verhalten zeigen. Juel (1915 S. 362) hat als Beispiel hierfür *Polemoniaceen*, (*Cobaea*, *Polemonium*) und *Caprifoliaceen* (*Lonicera*, *Viburnum*) angeführt; von monokotylen Pflanzen kann ich die *Amaryllideen* nennen (*Hypoxis*, *Curculigo* einerseits, andere untersuchte *Amaryllideen* andererseits). Sogar Arten ein und derselben Gattung können sich in bezug auf die Auflösung der Tapetenzellen in entgegengesetzter Weise verhalten. Die meisten *Valeriana*-Arten zeichnen sich durch Periplasmodiumbildung aus (Juel 1915, Asplund 1920). Bei *Valeriana supina* konnte Asplund (1920 S. 6) dagegen beobachten, dass die Tapetenzellen während der ganzen Pollenentwicklung an ihrem ursprünglichen Platz verbleiben.

Literaturverzeichnis.

1916. AFZELIUS, K. Zur Embryosackentwicklung der Orchideen. — Sv. Bot. Tidskr. Bd. 10.

1918. ——, Zur Entwicklungsgeschichte der Gattung *Gloriosa*. — Acta Horti Bergiani. Bd. 6.

1920. ——, Einige Beobachtungen über die Samenentwicklung der *Aponogetonaceae*. — Sv. Bot. Tidskr. Bd. 14.

1922. ——, Embryosackentwicklung und Chromosomenzahl bei einigen *Platanthera*-Arten. — Sv. Bot. Tidskr. Bd. 16.

1902. ANDREWS, F. M., Karyokinesis in *Magnolia* and *Liriodendron* with special reference to the behavior of the chromosomes. — Beih. Bot. Centralbl. 11.

1915. d'ANGREMOND, A., Parthenokarpie und Samenbildung bei Bananen. — Flora. Bd. 107.

1920. ASPLUND, E., Studien über die Entwicklungsgeschichte der Blüten einiger Valerianaceen. — K. Sv. Vet. Ak. Handl. Bd. 61. N:o 3.

1899. ATKINSON, G. F., Studies on reduction in plants. — Bot. Gaz. 28.

1906. BALLS, W. L., The sexuality of cotton. — Yearbook Khediv. agric. Soc. Cairo.

1880. BARANETZKY, J., Die Kernteilung in den Pollenmutterzellen einiger Tradescantien. — Bot. Zeit. 38.

1904. BILLINGS, F. H., A study of *Tillandsia usneoides*. — Bot. Gaz. 38.

1891. BRANDZA, M., Développement des téguments de la graine. — Rev. gén. de Bot.

1922. BRENNER, W., Zur Kenntnis der Blütenentwicklung einiger Juncaceen. — Acta Soc. Sci. Fennicae. Tom. L. N:o 4. Helsingfors.

1898. BUSCALIONI, L., Osservazioni e ricerche sulla cellula vegetale. — Annuario del R. Istituto bot. di Roma.

1900. BYXBEE, EDITH SUMNER, The development of the karyokinetic spindle in the pollen-mother-cells of *Lavatera*. — Proceed. Californ. Akad. of Sci. Ser. 3. Bot. Vol. 2.

1899. CALDWELL, O. W., On the life-history of Lemna minor. — Bot. Gaz. 27.

1897. CAMPBELL, D. H., A morphological study of *Naias* and *Zannichellia*. — Proceed. Calif. Acad. of Sci. Ser. 3. Vol. 1.

1898. ——, The development of the flower and embryo in *Lilaea subulata* H. B. K. — Ann. of Bot. Vol. 12.

1903. CANNON, W. A., Studies in plant hybrids: The spermatogenesis of hybrid cotton. — Bull. Torrey Bot. Club. Vol. 30.

1897. CHAMBERLAIN, CH. J., Contribution to the life history of *Lilium philadelphicum*. — II. The pollen grain. Bot. Gaz. Vol. 23.

1898. CHAMBERLAIN, CH. J., Winter characters of certain sporangia. — Bot. Gaz. Vol. 25.
1916. CHURCH, MARGARET B., The development of the embryo sac and embryo of *Cooperia Drummondii*. — Bull. Torrey Bot. Club. Vol. 43.
1907. COKER, W. C., The development of the seed in *Pontederiaceae*. — Bot. Gaz. Vol. 44.
1910. COULTER, J. M., and CHAMBERLAIN, CH. J., Morphology of Gymnosperms. — Chicago.
1903, 1915. ——, Morphology of Angiosperms. — New York.
1915. DAHLGREN, K. V. O., Über die Überwinterungsstadien der Pollensäcke und der Samenanlagen bei einigen Angiospermen. — Sv. Bot. Tidskr. Bd. 9.
1916. ——, Zytologische und embryologische Studien über die Reihen *Primulales* und *Plumbaginales*. — K. Sv. Vet. Ak. Handl. Bd. 56. N:o 4.
1918. ——, Die jüngeren Entwicklungsstadien der Samenanlagen von *Typha latifolia* L. — Sv. Bot. Tidskr. Bd. 12.
1920. ——, Zur Embryologie der Kompositen mit besonderer Berücksichtigung der Endospermbildung. — Zeitschr. f. Bot. Bd. 12.
1923. ——, Notes on the ab initio cellular Endosperm. — Bot. Not. Lund.
1845. DUCHARTRE, M. P., Observations sur l'organogénie de la fleur dans les plantes de la famille des Malvacées. — Ann. Sci. Nat. Bot. T. 4.
1900. DUGGAR, B. M., Studies in the development of the pollen grain in *Symplocarpus foetidus* and *Peltandra undulata*. — Bot. Gaz. 29.
1879. ELFVING. F., Studien über die Pollenkörner der Angiospermen. — Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. 13.
1909. ENGLER, A., Eine bisher in Afrika nicht nachgewiesene Pflanzenfamilie. — ENGLER, Bot. Jahrb. 43.
1895, 1888, 1889. ENGLER, A., u. PRANTL, K., Die natürlichen Pflanzenfamilien. *Malvaceae*, *Tiliaceae* (bearb. von K. SCHUMANN), *Liliaceae* (bearb. von A. ENGLER), *Amaryllidaceae*, *Velloziaceae* (bearb. von F. PAX), *Orchidaceae* (bearb. von E. PFITZER). — Leipzig.
1901. ERNST, A., Beiträge zur Kenntnis der Entwickelung des Embryosackes und des Embryo (Polyembryonie) von *Tulipa Gesneriana* L. — Flora. Bd. 88. (Auch Diss. Zürich 1901.)
1902. ——, Chromosomenreduction, Entwickelung des Embryosackes und Befruchtung bei *Paris quadrifolia* L. und *Trillium grandiflorum* Salisb. — Flora. Bd. 91.
1909. ——, Apogamie bei *Burmannia coelestis* Don. — Ber. Deutsch. Bot. Ges. Bd. 27.
1918. ——, Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich. — Jena.
1909. ERNST, A., und BERNARD, CH., Beiträge zur Kenntnis der Saprophyten Javas. Embryologie von *Thismia javanica* J. J. S. — Ann. Jard. Bot. Buitenzorg. 2[e] Serie. Vol. VIII.
1911. ——, Beiträge zur Kenntnis der Saprophyten Javas. Beiträge zur Embryologie von *Thismia clandestina* Miq. und *Thismia Versteegi* Sm. — Ann. Jard. Bot. Buitenzorg. 2[e] Serie. Vol. IX.
1912 a. ——, Beiträge zur Kenntnis der Saprophyten Javas. Entwicklungsgeschichte des Embryosackes und des Embryos von *Burmannia candida* Engl. und *B. Championii* Thw. — Ann. Jard. Bot. Buitenzorg. 2[e] Serie. Vol. X.

1912 b. ERNST, A., und BERNARD, CH., Beiträge zur Kenntnis der Saprophyten Javas. Entwicklungsgeschichte des Embryosackes, des Embryos und des Endosperms von *Burmannia coelestis* Don. — Ann. Jard. Bot. Buitenzorg. 2e Serie. Vol. XI.

1905. FARMER, J. B., and MOORE, J. E. S., On the maiotic phase (reduction divisions) in animals and plants. — Quart. Journ. Microsc. Sci. Vol. 48.

1916. FARR, C. H., Cytokinesis of the pollen-mother-cells of certain dicotyledons. — Mem. New York Bot. Garden. 6.

1914. FARREL, MARGARET ELIZABETH, The ovary and embryo of *Cyrtanthus sanguineus*. — Bot. Gaz. 57.

1902. FERRARIS, T., Ricerche embriologiche sulle Iridacee. — Annuario del R. Istituto bot. di Roma.

1880. FISCHER, A., Zur Kenntnis der Embryosackentwicklung einiger Angiospermen. — Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. 14. (Auch Diss. Jena 1880.)

1919. FRIES, THORE C. E., Der Samenbau von *Cyanastrum*. — Sv. Bot. Tidskr. Bd. 13.

1904. FURLANI, J., Zur Embryologie von *Colchicum autumnale*. — Öst. Bot. Zeit. 54.

1889. GOEBEL, K., Pflanzenbiologische Schilderungen. — 1. Marburg.

1923. ——, Organographie der Pflanzen. — Dritter Teil. Jena.

1893. GOLINSKI, ST. J., Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des Androeceums und Gynaeceums der Gräser. — Bot. Centralbl. Bd. 55.

1913. GOW, J. E., Observations on the morphology of the Aroids. — Bot. Gaz. 56.

1901. GUÉGUEN, F., Anatomie comparée du tissu conducteur du style et du stigmate des Phanérogames. — Thèse. Paris.

1904. GUÉRIN, P., Les connaissances actuelles sur la fécondation chez les Phanérogames. — Thèse. Paris.

1882. GUIGNARD, L., Recherches sur le sac embryonnaire des Phanérogames angiospermes. — Ann. Sci. Nat. Bot. Série VI. T. 13.

1882 b. ——, Recherches sur le développement de l'anthère et du pollen des Orchidées. — Ann. Sci. Nat. Bot. Série VI. T. 14.

1884. ——, Recherches sur la structure et la division du noyau cellulaire chez les végétaux. — Ann. Sci. Nat. Bot. Série VI. T. 17.

1885. ——, Nouvelles recherches sur le noyau cellulaire et les phénomènes de la division communs aux végétaux et aux animaux. — Ann. Sci. Nat. Bot. Série VI. T. 20.

1889. ——, Étude sur les phénomènes morphologiques de la fécondation. — Bull. Soc. Bot. de France. T. 36. Paris.

1891. ——, Nouvelles études sur la fécondation. — Ann. Sci. Nat. Bot. Sér. VII. T. 14.

1893. ——, Recherches sur le développement de la graine et en particulier du tégument séminal: Malvacées. — Journ. de Bot. T. 7.

1897. ——, Les centres cinétiques chez les végétaux. Ann. Sci. Nat. Bot. Série VIII. T. 6.

1898. ——, Sur le mode particulier de formation du pollen chez les *Magnolia*. C. R. Ac. Sci. Paris. T. 127.

1899. ——, Le développement du pollen et la réduction chromatique dans le *Naias major*. — Arch. d'Anat. micr. 2.

1900. GUIGNARD, L., Nouvelles recherches sur la double fécondation chez les Végétaux angiospermes. — C. R. Ac. Sci. Paris. T. 131.
1904. ——, La double fécondation chez les Malvacées. — Journ. de Bot. T. 18.
1915 a. ——, Sur la formation du pollen. — C. R. Ac. Sci. Paris. T. 160.
1915 b. ——, Nouvelles observations sur la formation du pollen chez certaines Monocotylédones. — C. R. Ac. Sci. Paris. T. 161.
1906. HABERMANN, A., Der Fadenapparat in den Synergiden der Angiospermen. — Beih. Bot. Centralbl. 20: 1.
1921. HÅKANSSON, A., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Taccaceen. — Bot. Not. Lund.
1923. ——, Studien über die Entwicklungsgeschichte der Umbelliferen. — Akad. Abh. Lund.
1916. HEATLEY, MARGARET, A study of the life history of *Trillium cernuum* L. — Bot. Gaz. 61.
1901. HEDLUND, T., Om *Ribes rubrum* L. — Bot. Not. Lund.
1907. ——, Om artbildning ur bastarder. — Bot. Not. Lund.
1919. HEIMANN-WINAWER, PAULA, Beiträge zur Embryologie von *Colchicum autumnale* L. — Inaug.-Diss. Zürich. Freiburg in Br.
1848. HOFMEISTER, W., Über die Entwicklung des Pollens. — Bot. Zeit. 6.
1849. ——, Die Entstehung des Embryo der Phanerogamen. — Leipzig.
1858. ——, Neuere Beobachtungen über Embryobildung der Phanerogamen. — Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 1.
1861. ——, Neue Beiträge zur Erkenntniss der Embryobildung der Phanerogamen. II. Monokotyledonen. — Abhandl. der Math.-Phys. Classe Königl. Sächs. Ges. d. Wiss. Bd. 5. Leipzig.
1913. HOLMGREN, I., Zur Entwicklungsgeschichte von *Butomus umbellatus* L. — Sv. Bot. Tidskr. Bd. 7.
1919. ——, Zytologische Studien über die Fortpflanzung bei den Gattungen *Erigeron* und *Eupatorium*. — K. Sv. Vet. Akad. Handl. Bd. 59. N:o 7.
1924. HOLZHAUSEN, A., Våra växter och blommor inomhus. — Stockholm.
1896. d'HUBERT, E., Recherches sur le sac embryonnaire des plantes grasses. — Ann. Sci. Nat. Bot. Série VIII. T. 2.
1914. HUMPHREY, LILLIAN E., A cytological study of the stamens of *Smilax herbacea*. — Ohio Naturalist. Vol. XV.
1906. HUSS, H. A., Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Antipoden. — Diss. Zürich. — Beih. Bot. Centralbl. 20: 1.
1914. JACOBSSON-STIASNY, EMMA, Versuch einer phylogenetischen Verwertung der Endosperm- und Haustorialbildung bei den Angiospermen. — Sitzungsber. Kaiserl. Akad. Wiss. 123. Wien.
1902. IKEDA, T., Studies in the physiological functions of antipodals and related phenomena of fertilization in *Liliaceae*. I. *Tricyrtis hirta*. — Bull. coll. agricult. Tokyo. Imp. Univ. Vol. 5.
1885. JOHOW, F., Die chlorophyllfreien Humusbewohner West-Indiens, biologisch-morphologisch dargestellt. — Pringsh. Jahrb. f. Wiss. Bot. Bd. 16.
1889. ——, Die chlorophyllfreien Humuspflanzen nach ihren biologischen und anatomisch-entwicklungsgeschichtlichen Verhältnissen. — Pringsh. Jahrb. f. Wiss. Bot., Bd. 20.

1879—80. JÖNSSON, B., Om embryosäckens utveckling hos Angiospermerna. — Lunds Univ:s Årsskr. 16.

1897. ISHIKAWA, C., Die Entwicklung der Pollenkörner von *Allium fistulosum* L. ein Beitrag zur Chromosomenreduktion im Pflanzenreiche. — Journ. College of Science. Imp. Univ. Tokyo. Vol. 10.

1916. ISHIKAWA, M., A list of the number of chromosomes. — Tokyo. Bot. Mag. Vol. 30.

1897. JUEL, H. O., Die Kernteilungen im den Pollenmutterzellen von *Hemerocallis fulva* und die bei denselben auftretenden Unregelmässigkeiten. — Pringsh. Jahrb. f. Wiss. Bot. Bd. 30.

1900. ——, Beiträge zur Kenntnis der Tetradenteilung. — Pringsh. Jahrb. f. Wiss. Bot. Bd. 35.

1907. ——, Studien über die Entwicklungsgeschichte von *Saxifraga granulata*. — Nova Acta Reg. Soc. Sci. Upsaliensis. Ser. 4. 1: 9.

1915. ——, Untersuchungen über die Auflösung der Tapetenzellen in den Pollensäcken der Angiospermen. — Pringsh. Jahrb. f. Wiss. Bot. Bd. 56.

1919. KIHARA, H., Über cytologische Studien bei einigen Getreidearten. Mitteil. I. Spezies-Bastarde des Weizens und Weizenroggen-Bastard. — Bot. Mag. Tokyo. Vol. 33.

1896, 1897. KOERNICKE, M., Untersuchungen über die Entstehung und Entwicklung der Sexualorgane von *Triticum*, mit besonderer Berücksichtigung der Kernteilungen. — Verh. naturh. Vereins d. pr. Rheinlande. 53. 1896. (Auch Inaug.-Diss. Bonn 1897.)

1901. ——, Studien an Embryosack-Mutterzellen. — Sitzungsber. Niederrhein. Ges. Nat. u. Heilk. Bonn.

1910. KUWADA, Y., A cytological study of *Oryza sativa* L. — Bot. Mag. Tokyo. Vol. 24.

1911. ——, Maiosis in the pollen mother cells of *Zea Mays* L. — Bot. Mag. Tokyo. Vol. 25.

1909. LAGERBERG, T., Studien über die Entwicklungsgeschichte und systematische Stellung von *Adoxa Moschatellina* L. — K. Sv. Vet. Ak. Handl. Bd. 44. N:o 4.

1912. LANTIS, V., Development of the microsporangia and microspores of *Abutilon Theophrasti*. — Bot. Gaz. 54.

1908. LARY DE LATOUR, ER. DE, Sur des particularités cytologiques du développement des cellules-mères du pollen de l'*Agave attenuata*. — C. R. Ac. Sci. Paris. T. 146.

1904. LAURENT, M., Recherches sur le développement des Joncées. — Ann. Sci. Nat. Bot. Série VIII. T. 19.

1912. LAWSON, A., A., A study in chromosome reduction. — Transact. Royal Soc. Edinburgh. Vol. 48.

1916. LEVINE, M., Somatic and reduction divisions in certain species of *Drosera*. — Mem. New-York Bot. Gard. 6.

1918. LINDMAN, C. A. M., Svensk Fanerogamflora. — Stockholm.

1908. LINNÆUS, C., Nya bevis för sexualitet hos växterna. Till svenska språket översatt av Th. M. Fries. — Skrifter av Carl von Linné, utgivna av K. Sv. Vet. Ak. IV. Uppsala.

1909. Mc Allister, F., The development of the embryo sac of *Smilacina stellata*. — Bot. Gaz. 48.

1913. ——, On the cytology and embryology of *Smilacina racemosa*. — Trans. Wisconsin Acad. Sci. 17.

1914. ——, The development of the embryo sac in the *Convallariaceae*. — Bot. Gaz. 58.

1898. Mc Kenney, R. E. B., Observations on the development of some embryo-sacs. — Contr. from the bot. Lab. Vol. II. N:o 1. Publ. of the Univ. of Pennsylvania. New Series. N:o 5.

1892. Mc Millan, C., The embryo-sac of the Metaspermae. — Bot. Gaz. 17.

1909. Meyer, K., Untersuchungen über *Thismia clandestina*. — Bull. Soc. Impér. Natur. Moscou. N. Sér. T. 23.

1916. Michell, Margaret R., The embryo sac of *Richardia africana* Kth. — Bot. Gaz. 61.

1905. Miyake, K., Über Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger Monokotylen. — Pringsh. Jahrb. f. Wiss. Bot. Bd. 42.

1834. Mohl, H., Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Gewächse. Über den Bau und die Formen der Pollenkörner. — Bern.

1897. Mottier, D. M., Beiträge zur Kenntnis der Kernteilung in den Pollenmutterzellen einiger Dikotylen und Monokotylen. — Pringsh. Jahrb. f. Wiss. Bot. Bd. 30.

1912. Müller, Cl., Kernstudien an Pflanzen. I. u. II. — Archiv f. Zellforsch. Bd. 8.

1902. Murbeck, S., Über die Embryologie von *Ruppia rostellata* Koch. — K. Sv. Vet. Ak. Handl. Bd. 36. N:o 5.

1914. Nitzschke, J., Beiträge zur Phylogenie der Monokotylen, gegründet auf der Embryosackentwicklung apokarper Nymphaeaceen und Helobien. — Cohns Beitr. z. Biol. d. Pflanz. Bd. 12.

1916. Nothnagel, M., Reduction divisions in the pollen mother cells of *Allium tricoccum*. — Bot. Gaz. 61.

1893. Overton, E., Über die Reduktion der Chromosomen in den Kernen der Pflanzen. — Vierteljahrsschrift d. Naturf. Ges. in Zürich. Zürich.

1909. Overton, J. B., On the organization of the nuclei in the pollen mother cells of certain plants with especial reference to the permanence of the chromosomes. — Ann. of Bot. 23.

1909. Pace, Lula, The gametophytes of *Calopogon*. — Bot. Gaz. 48.

1913. ——, Apogamy in *Atamosco*. — Bot. Gaz. 56.

1915. Palm, B., Studien über Konstruktionstypen und Entwicklungswege des Embryosackes der Angiospermen. — (Diss.) Stockholm.

1920. ——, Preliminary notes on pollen development in tropical monocotyledons. — Sv. Bot. Tidskr. Bd. 14.

1857. Payer, J. B., Traité d'organogénie comparée de la fleur. — Paris.

1918. Pfeiffer, Norma E., The sporangia of *Thismia americana*. — Bot. Gaz. 66.

1915. Picket, F. L., A contribution to our knowledge of *Arisaema triphyllum*. — Mem. Torrey Bot. Club. 16.

1844. Planchon, J. E., Observations sur le genre *Aponogeton* et sur ses affinités naturelles. — Ann. Sci. Nat. Bot. Série III. T. 1.

1886. POULSEN, V. A., Bidrag til Triuridaceernes Naturhistorie. — Vidensk. Meddel. Naturhist. Foren. Kjøbenhavn.

1890. ——, *Triuris major* sp. nov. Et Bidrag til Triuridaceernes Naturhistorie. — Dansk Bot. Tidsskr. Bd. 17.

1906. ——, *Sciaphila nana* Bl. Et bidrag til støvvejens udvikling hos Triuridaceerne. — Vidensk. Meddel. Naturhist. Foren. Kjøbenhavn.

1903. REED, H. S., The development of the macrosporangium of *Yucca filamentosa*. — Bot. Gaz. 35.

1902. RENDLE, A. B., Notes on *Crinum longifolium* and some other genera of *Amaryllideae*. — Proc. Linn. Soc. CXIV.

1892. ROLFS, P. H., The seed coats of *Malvaceae*. — Bot. Gaz. 17.

1901. ROSENBERG, O., Über die Pollenbildung von *Zostera*. — Meddel. fr. Stockholms Högskolas Bot. Institut. Upsala.

1874. SACHS, J., Lehrbuch der Botanik. — Leipzig.

1913. SAMUELSSON, G., Studien über die Entwicklungsgeschichte der Blüten einiger *Bicornes*-Typen. Ein Beitrag zur Kenntnis der systematischen Stellung der Diapensiaceen und Empetraceen. — Sv. Bot. Tidskr. 7.

1914. ——, Über die Pollenentwicklung von *Anona* und *Aristolochia* und ihre systematische Bedeutung. — Sv. Bot. Tidskr. Bd. 8.

1897. SCHAFFNER, J. H., The development of the stamens and carpels of *Typha latifolia*. — Bot. Gaz. 24.

1901. ——, A contribution to the life history and cytology of *Erythronium*. — Bot. Gaz. 31.

1909. ——, The reduction division in the microsporocytes of *Agave virginica*. — Bot. Gaz. 47.

1901. SCHNIEWIND-THIES, J., Die Reduktion der Chromosomenzahl und die ihr folgenden Kernteilungen in den Embryosackmutterzellen der Angiospermen. — Jena.

1920. SCHOCH, M., Entwicklungsgeschichtlich-cytologische Untersuchungen über die Pollenbildung und Bestäubung bei einigen *Burmannia*-Arten. — Inaug.-Diss. Zürich.

1924. SEELIEB, W., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von *Tofieldia calyculata* (L.) Wahlenb. — Bot. Not. Lund.

1907. SERGUÉEFF, MARGUERITE, Contribution à la morphologie et la biologie des Aponogétonacées. — Thèse. Genève.

1898. SMITH, W. R., A contribution to the life history of the *Pontederiaceae*. — Bot. Gaz. 25.

1908. ——, Endosperm of *Pontederiaceae*. — Bot. Gaz. 45.

1910. ——, The floral development and embryogeny of *Eriocaulon septangulare*. — Bot. Gaz. 49.

1911. ——, The tetranucleate embryo sac of *Clintonia*. — Bot. Gaz. 52.

1919. SÖDERBERG, E., Über die Pollenentwicklung bei *Chamaedorea corallina* Karst. — Sv. Bot. Tidskr. Bd. 13.

1881. SOLTWEDEL, F., Freie Zellbildung im Embryosack der Angiospermen mit besonderer Berücksichtigung der hierbei stattfindenden Vorgänge der Kernteilung. — Jenaische Zeitschr. f. Naturw. 15.

1922. SOUÈGES, R., Embryogénie végétale. — Embryogénie des Malvacées. Dé-

veloppement de l'embryon chez le *Malva rotundifolia* L. — C. R. Ac. Sci. Paris. T. 175.

1904. STAPF, O., On the fruit of *Melocanna bambusoides* Trin. An endospermless, viviparous genus of *Bambuseae*. — Trans. Linn. Soc. Ser. II. Vol. VI. Botany.

1924. STENAR, HELGE S:SON, Om embryologien hos *Hypoxidoideae—Hypoxideae*. — Vortragsreferat. Sv. Bot. Tidskr. Bd. 18. S. 524.

1924. ——, HELGE, Om embryologien hos amaryllidaceer. — Vortragsreferat. Sv. Bot. Tidskr. Bd. 18. S. 526—527.

1925. ——, A. H., Embryologische und zytologische Studien über *Limnanthes Douglasii* R. Br. — Sv. Bot. Tidskr. Bd. 19.

1921. STOLT, K. A. H., Zur Embryologie der Gentianaceen und Menyanthaceen. — K. Sv. Vet. Ak. Handl. Bd. 61. N:o 14.

1919. STOMPS, T. J., Gigas-Mutation mit und ohne Verdoppelung der Chromosomenzahl. — Zeitschr. indukt. Abst. u. Vererbungslehre. Bd. 21.

1912. STOUT, A. B., The individuality of the chromosomes and their serial arrangement in *Carax aquatilis*. — Archiv f. Zellforsch., Bd. 9.

1878 a. STRASBURGER, E., Über Befruchtung und Zellteilung. — Jena.

1878 b. ——, Über Polyembryonie. — Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. 12.

1879. ——, Die Angiospermen und die Gymnospermen. — Jena.

1880. ——, Zellbildung und Zellteilung. — Jena.

1882 a. ——, Über den Bau und das Wachstum der Zellhäute. — Jena.

1882 b. ——, Über den Teilungsvorgang der Zellkerne und das Verhältnis der Kernteilung zur Zellteilung. — Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. 21.

1884. ——, Die Controversen der indirecten Kernteilung. — Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. 23.

1884 b. ——, Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen als Grundlage für eine Theorie der Zeugung. — Jena.

1885. ——, Zu *Santalum* und *Daphne*. — Ber. Deutsch. Bot. Ges. Bd. 3.

1889. ——, Über das Wachstum vegetabilischer Zellhäute. — Jena.

1921. SUESSENGUTH, K., Beiträge zur Frage des systematischen Anschlusses der Monokotylen. — Beih. Bot. Centralbl. Bd. 38: 2. (Auch Diss. München.)

1924. SVEDELIUS, N., Om reduktionsdelningens plats i växternas utvecklingscykel. — Uppsala Univ. Årsskr.

1923. SVENSSON, H., Embryologien hos borraginacé-släktena *Echium* och *Onosma*. — Vortragsreferat. Sv. Bot. Tidskr. Bd. 17. S. 390.

1923 a. ——, HELGE, Om fröämnesutvecklingen hos *Bomarea Caldasii*. — Vortragsreferat. Sv. Bot. Tidskr. Bd. 17. S. 390.

1923 b. ——, Tiliaceernas embryologi. — Vortragsreferat. Sv. Bot. Tidskr. Bd. 17. S. 392.

1924. ——, Om Malvaceernas embryologi. — Vortragsreferat. Sv. Bot. Tidskr. Bd. 18. S. 160—162.

1915. TÄCKHOLM, G., Beobachtungen über die Samenentwicklung einiger Onagraceen. — Sv. Bot. Tidskr. Bd. 9.

1917. TÄCKHOLM, G., u. SÖDERBERG, E., Über die Pollenentwicklung bei *Cinnamomum* nebst Erörterungen über die phylogenetische Bedeutung des Pollentyps. — Arkiv för Bot. 15.

1918. TÄCKHOLM, G., u. SÖDERBERG, E., Neue Beispiele der simultanen und sukzessiven Wandbildung in den Pollenmutterzellen. — Sv. Bot. Tidskr. Bd. 12.
1925. TAYLOR, WM., R., The chromosome morphology of *Veltheimia, Allium* and *Cyrtanthus*. — American Journ. of Bot. Vol. XII. N:o 2.
1901. VAN TIEGHEM, PH., L'Hypostase, sa structure et son rôle constants, sa position et sa forme variables. — Bull. Mus. d'Hist. Nat. Paris. 7.
1903. TISCHLER, G., Über eine merkwürdige Wachtumserscheinung in den Samenanlagen von *Cytisus Adami* Poir. — Ber. Deutsch. Bot. Ges. Bd. 21.
1910. ——, Untersuchungen über die Entwicklung des Bananen-Pollens. 1. — Archiv f. Zellforsch. 5.
1912. ——, Über die Entwicklung der Samenanlagen in parthenokarpen Angiospermen-Früchten. — Pringsh. Jahrb. f. Wiss. Bot. Bd. 52.
1915. ——, Die Periplasmodiumbildung in den Antheren der Commelinaceen und Ausblicke auf das Verhalten der Tapetenzellen bei den übrigen Monokotylen. — Pringsh. Jahrb. f. Wiss. Bot. Bd. 55.
1917. ——, Chromosomenzahl, -Form und -Individualität im Pflanzenreiche. — Progr. Rei Bot. 5.
1918. ——, Untersuchungen über den Riesenwuchs von *Phragmites communis var. Pseudodonax*. — Ber. Deutsch. Bot. Ges. Bd. 36.
1922. ——, Allgemeine Pflanzenkaryologie (in Handbuch der Pflanzenanatomie von K. LINSBAUER). Berlin.
1880. TREUB, M., u. MELLINK, J. F. A., Notice sur le développement du sac embryonnaire dans quelques Angiospermes. — Archiv. Néerland. T. 15.
1911. VERMOESEN, C., Contribution à l'étude de l'ovule, du sac embryonnaire et de la fécondation dans les Angiospermes. — La Cellule. T. 27. Louvain.
1878. VESQUE, J., Développement du sac embryonnaire des Phanérogames Angiospermes. — Ann. Sci. Nat. Bot. Série VI. T. 6.
1879. ——, Nouvelles recherches sur le développement du sac embryonnaire des Phanérogames Angiospermes. — Ann. Sci. Nat. Bot. Série VI. T. 8.
1878. WARMING, E., De l'ovule. — Ann. Sci. Nat. Bot. Série VI. T. 5.
1912. ——, Frøplanterne. — Kjøbenhavn og Kristiania.
1913. ——, Observations sur la valeur systématique de l'ovule. — Mindeskrift for Japetus Steenstrup. København.
1914. WEINZIEHER, S., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von *Xyris indica* L. — Flora 106.
1911. v. WETTSTEIN, R., Handbuch der systematischen Botanik. — Leipzig. u. Wien.
1899. WIEGAND, K. M., The development of the microsporangium and microspores in *Convallaria* and *Potamogeton*. — Bot. Gaz. 28.
1886. WILLE, N., Über die Entwicklungsgeschichte der Pollenkörner der Angiospermen und das Wachstum der Membranen durch Intussusception. — Christiania Vidensk.-Selsk. Forhandl. N:o 5.
1924. WINGE, Ö., Zytologische Untersuchungen über Speltoide und andere Mutantenähnliche Aberranten beim Weizen. — Hereditas. V.
1910. WIRZ, H., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von *Sciaphila spec.* und von *Epirrhizanthes elongata* Bl. — Flora. Bd. 101.
1911. WÓYCICKI, Z., Zur Frage der Entstehung der Pollenhaut bei *Malva silvestris* L. — Ber. Deutsch. Bot. Ges. Bd. 29.

1917. Wóycicki, Z., Z badán nad Malwowatemi (Recherches sur les Malvacées.) — Travaux de la Soc. des Sciences de Varsovie. Warszawa.
1922. ——, Kilka szczegółów, dotyczących budowy woreczka zalążkowego i zarodka u *Malva silvestris* L. i *Malva rotundifolia* L. (Quelques détails sur la structure du sac embryonnaire et le développement de l'embryon chez *Malva silvestris* L. et *Malva rotundifolia* L.) — Odbitka z »Kosmosu».
1904. Wylie, R. B., The morphology of *Elodea canadensis*.— Bot. Gaz. 37.
1888. Zacharias, E., Über Kern- und Zellteilung. — Bot. Zeit. Bd. 46.
1893. Zimmermann, A., Über das Verhalten der Nukleolen während der Karyokinese. — Beitr. z. Morph. u. Phys. d. Pflanzenzelle. Bd. 2. Tübingen.

TAFELERKLÄRUNG.

Tafel I.

Fig. 1. *Malva palmata.* Samenanlage mit ausgestülptem Nuzellus. Vergr. 100: 1.
Fig. 2. *Ixiolirion montanum.* Teilung des Zentralkerns. Vergr. 500: 1.
Fig. 3—4. *Curculigo recurvata.* Fig. 5. *Hypoxis decumbens.*
Fig. 3—5. Einige Stadien des Periplasmodiums in den Pollensäcken.
Fig. 3—5. Vergr. 380: 1.

Inhaltsverzeichnis.

Seite

Einleitung III

I. **Zur Embryologie einiger Columniferen** 1

Malvaceae 3

Die Samenanlagen, ihr allgemeiner Bau und die Integumententwicklung 4

Das Archespor in den Samenanlagen und die Entwicklung bis zur Tetradenteilung einschliesslich 13

Die Entwicklung des Embryosackes vor der Befruchtung 30

Das Leitgewebe, der Pollenschlauchverlauf und die Befruchtung 37

Das Endosperm und der Embryo 42

Die Staubblätter 46

Tiliaceae 50

Der Bau des Fruchtknotens sowie Anzahl, Form und Orientierung der Samenanlagen 51

Die Entwicklung der Samenanlagen bis zur Tetradenteilung 53

Die Entwicklung vom einkernigen zum fertigen Embryosack 61

Die Integumente 65

Das Leitgewebe, die Befruchtung, das Endosperm und der Embryo ... 66

Die Staubblätter 72

II. **Die Embryologie der Amaryllideen** 77

Spezieller Teil 79

Die Unterfamilie *Amaryllidoideae* 79

Die *Haemanthus*-Gruppe 79

Die *Galanthus*-Gruppe 84

Die *Amaryllis* Gruppe 95

Die *Zephyranthes*-Gruppe 99

Die *Crinum*-Gruppe 102

Die *Ixiolirion*-Gruppe 108

Die *Eucharis*-Gruppe 116

Die *Narcissus*-Gruppe 120

Die *Pancratium*-Gruppe 125

Die Unterfamilie *Agavoideae* 126

Die Unterfamilie *Hypoxidoideae* 127

Die *Alstroemeria*-Gruppe 127

Die *Hypoxis*-Gruppe 135

Velloziaceae 148

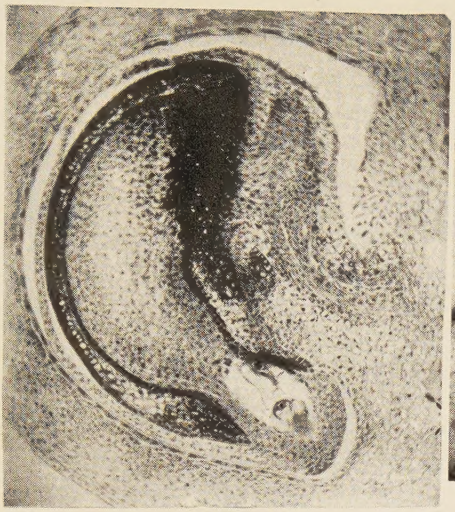
Allgemeiner Teil 157

Die Entwicklung der Samenanlagen 157

Die Staubblätter 170

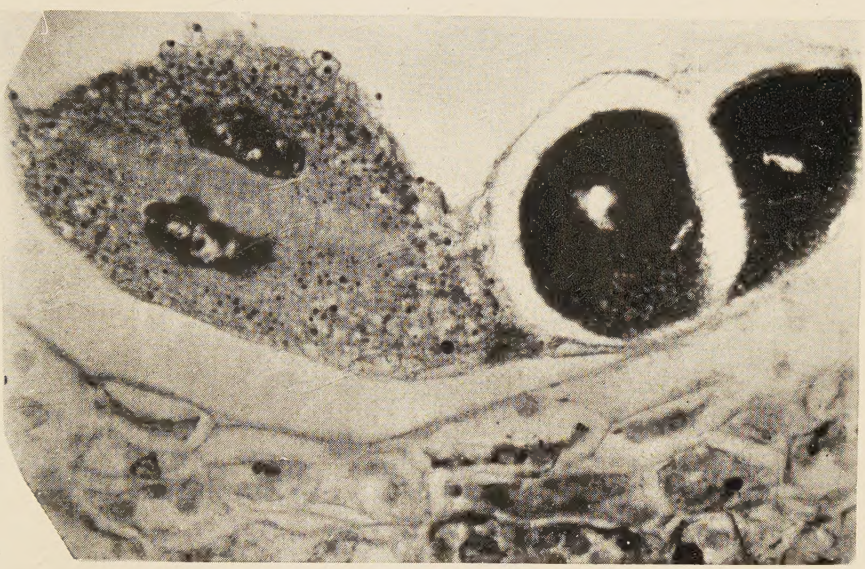
Literaturverzeichnis 186

Tafelerklärung 196

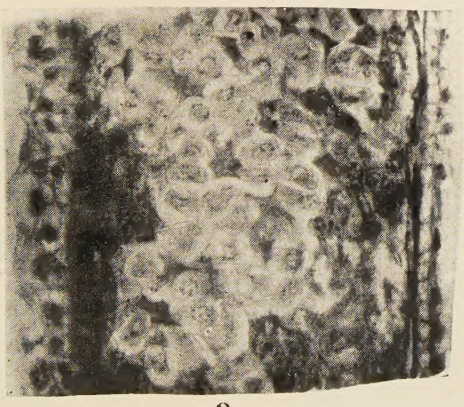


1

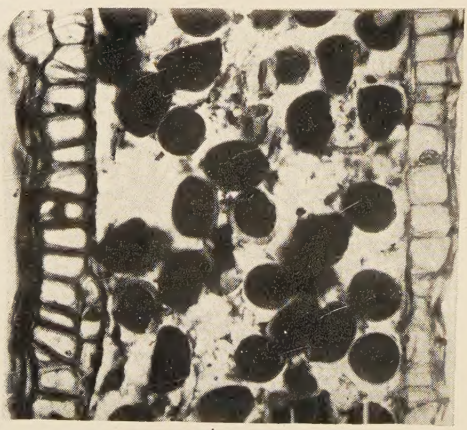
5



2



3



4

A. Helge S:son Stenar foto.